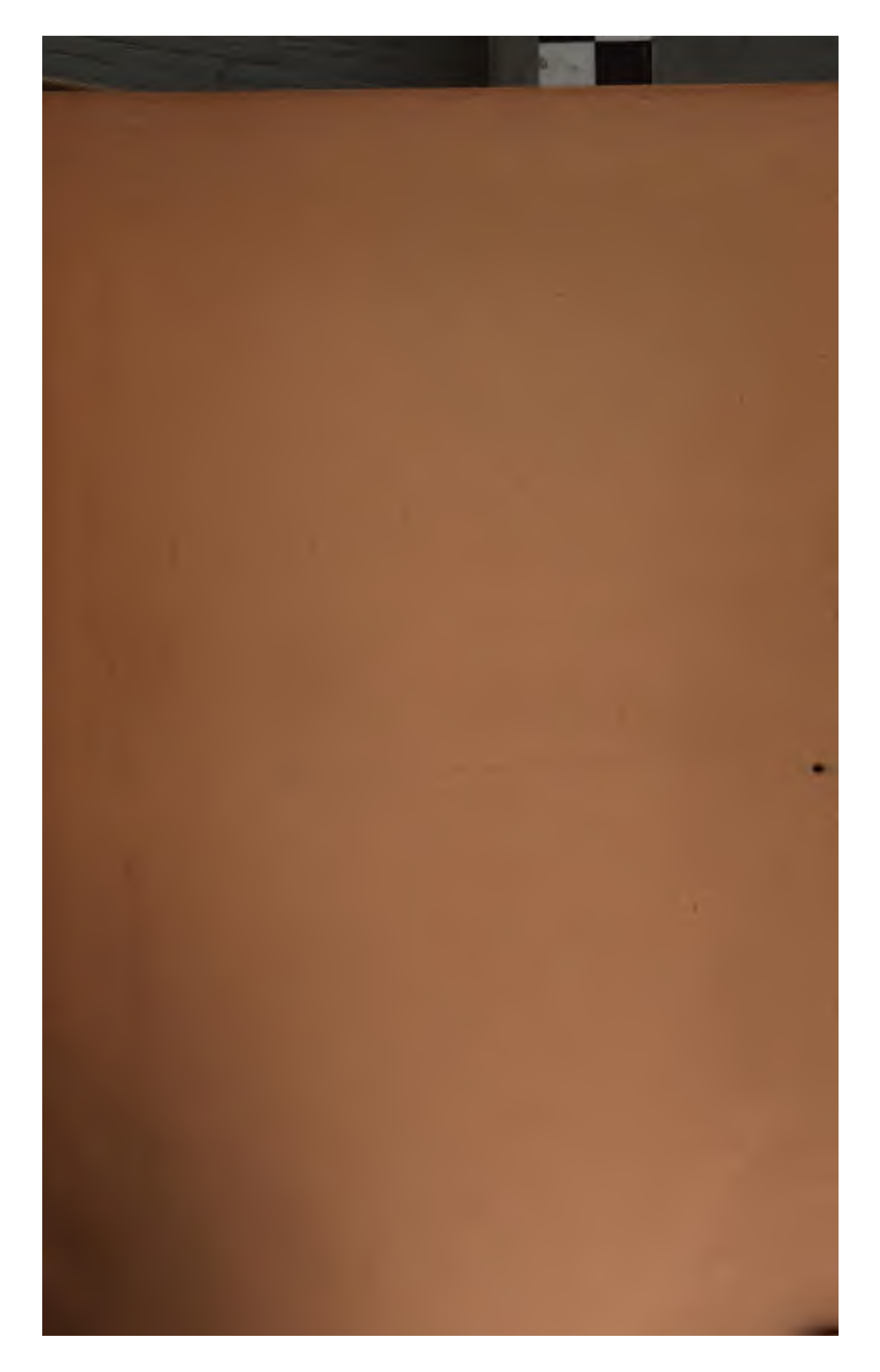
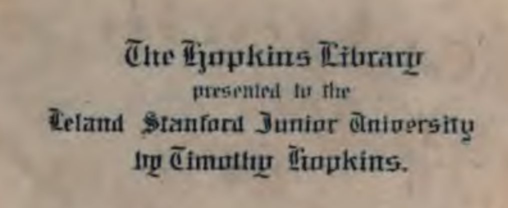
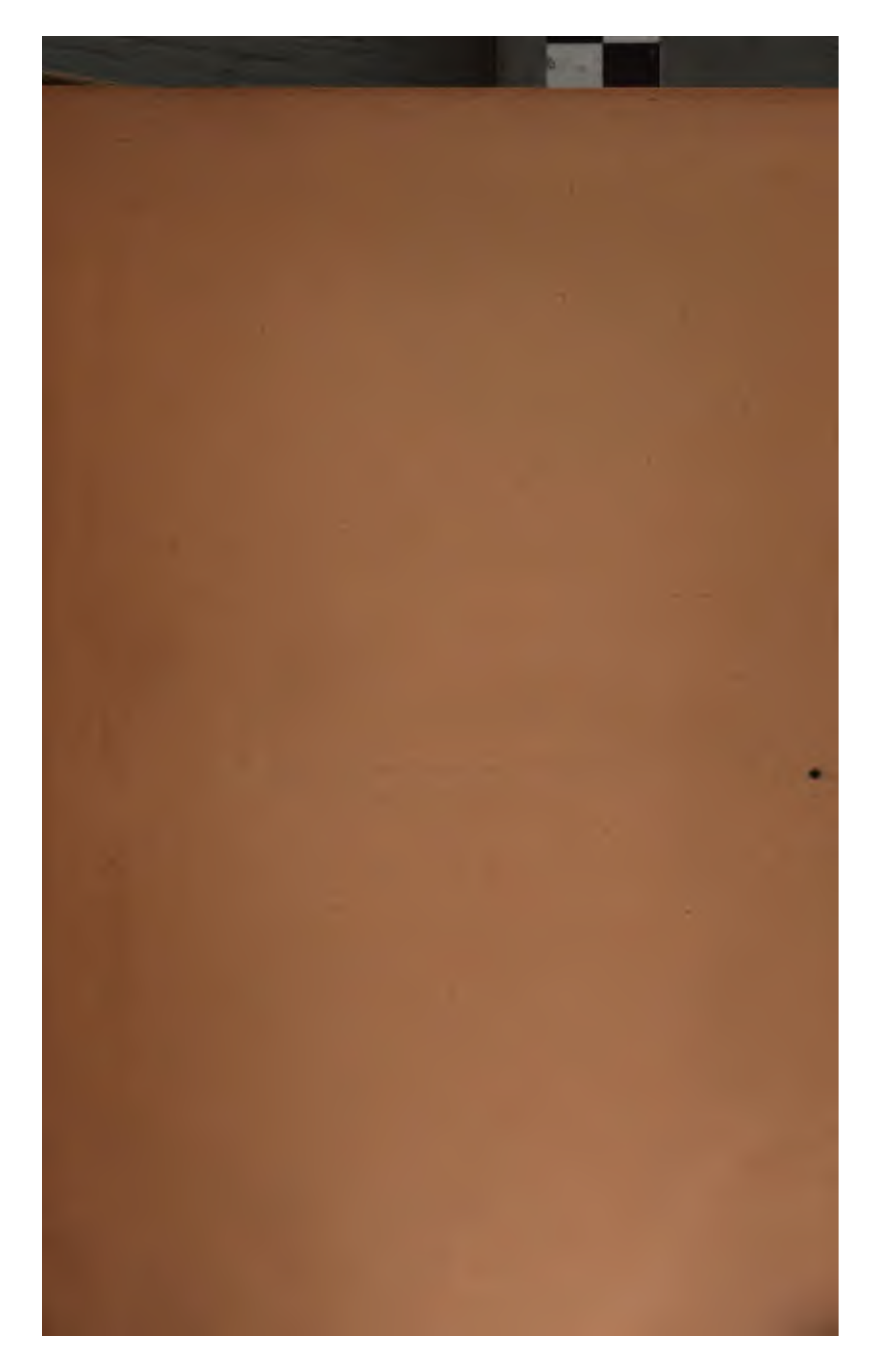
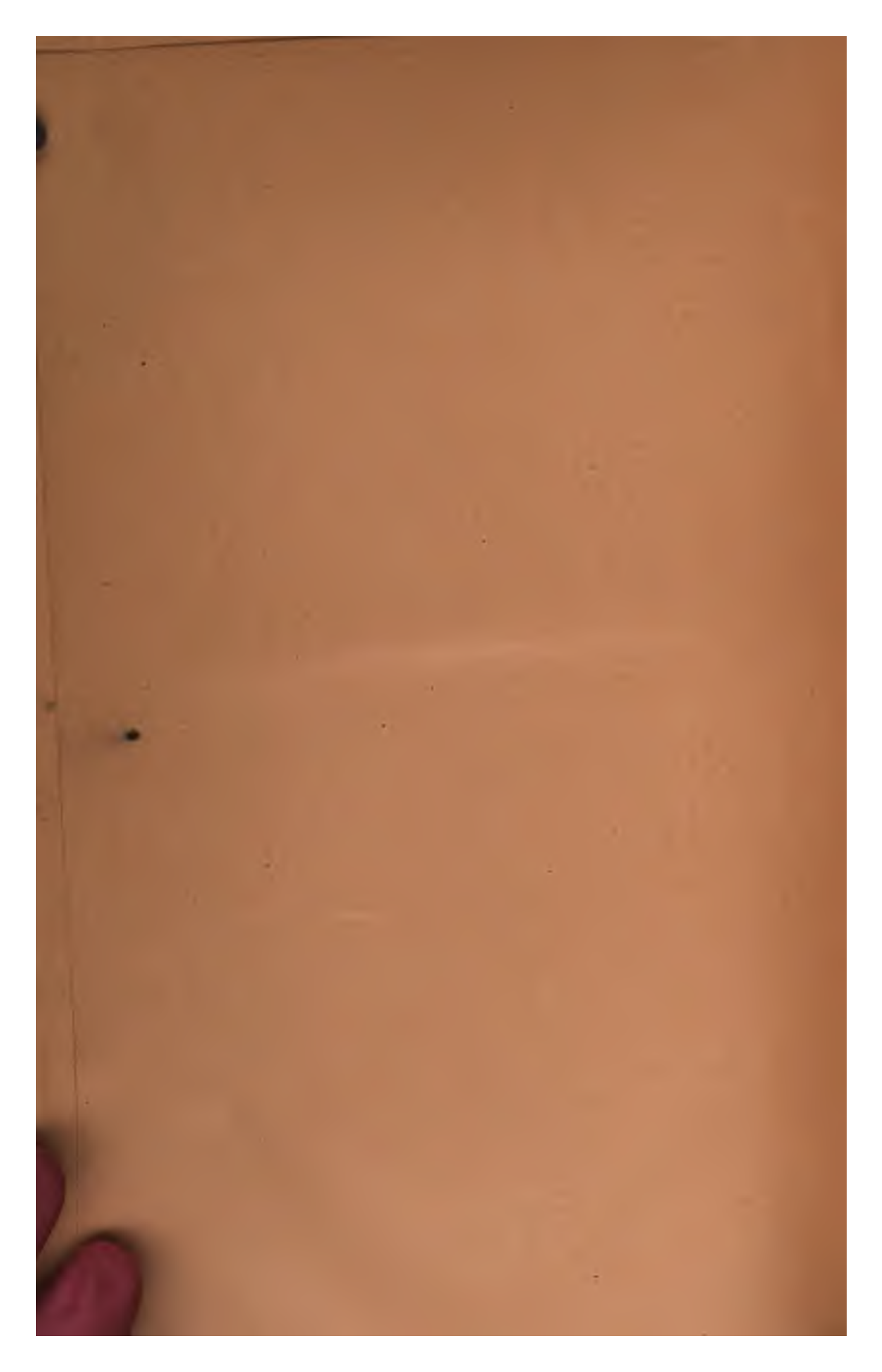












JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik.

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim.

Herausgegeben

von

W. Pfeffer, und **E. Strasburger,**

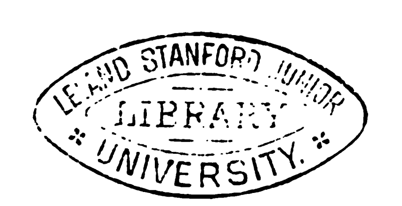
Professor an der Universität Leipzig. Professor an der Universität Bonn.

Achtundzwanzigster Band.

Mit 9 lithographirten Tafeln und 199 Textabbildungen.

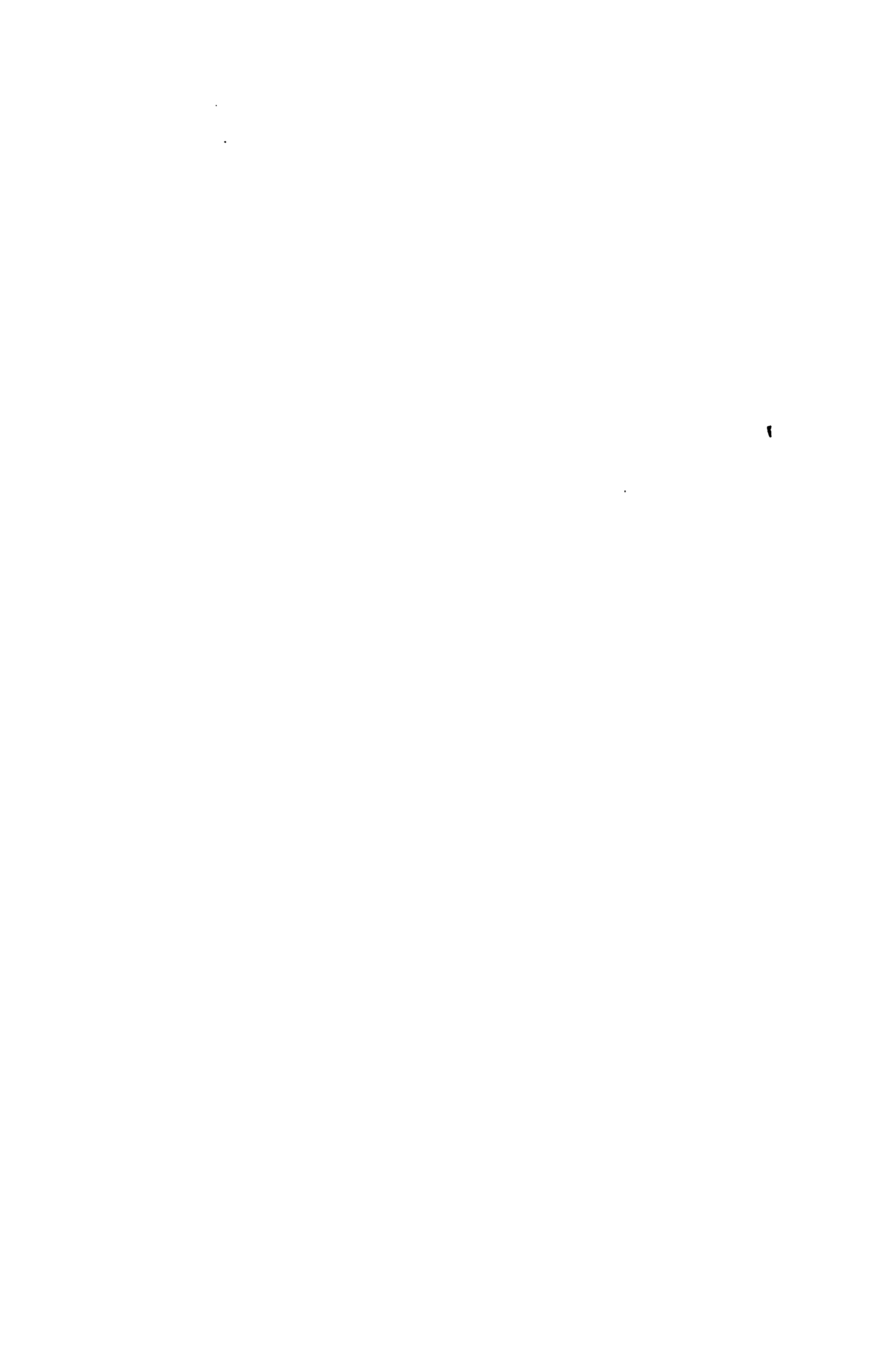
Berlin, 1895.

Verlag von Gebrüder Borntraeger.



Inhalt.

Verzeichniss der Tafeln.



Alphabetisch nach den Namen der Verfasser geordnetes Inhaltsverzeichniss.



Nathanael Pringsheim.

Nachruf

von

Ferdinand Cohn.

Für den Buchbind .

ist hinter den



Nathanael Pringsheim.

Nachruf

von

Ferdinand Cohn.

——— ✶ ———

Am 30. November 1823 wurde Nathanael Pringsheim in Wziesko, einem Dorfe des Rosenberger Kreises in Oberschlesien, geboren, wo sein Vater eine industrielle Unternehmung leitete. Er erhielt den ersten Unterricht im väterlichen Hause; als die Eltern nach Oppeln, der Hauptstadt des oberschlesischen Industriebezirks, übersiedelten, wurde er in das dortige Gymnasium gegeben. Wie so viele bedeutende Männer, deren selbstständig sich entwickelnder Geist in die pedantische Schuldisciplin sich nicht fügen kann, war auch Pringsheim durchaus kein Musterschüler; wer die durchsichtige Klarheit und die scharfe Dialektik seiner späteren Arbeiten kennt, wird lächeln, dass gerade seine deutschen Aufsätze den Lehrer so wenig befriedigten, dass dieser dem Primaner die Prognose stellte, es werde nie etwas aus ihm werden, und dass die Eltern ihn deshalb nach Breslau auf die Schule gaben. Auch hier gelang es ihm erst nach zweimaligem Versuch Ostern 1843 das Zeugniss der Reife auf dem Friedrichsgymnasium unter Wimmer zu erlangen, der sich durch seine Ausgabe und Uebersetzung des Theophrastos, durch seine meisterhafte Flora von Schlesien und durch seine Monographie der Weiden als Philologe wie als Botaniker gleich verdient gemacht hat.

Sein erstes Studienjahr verbrachte Pringsheim auf der Universität Breslau. Im ersten Semester hörte er Philosophie bei dem geistvollen Hegelianer Braniss und Botanik bei Goeppert;

Anmerkung. Mit Zustimmung des Herrn Verfassers erscheint dieser Nachruf sowohl in den Berichten der Deutschen Botanischen Gesellschaft als auch an dieser Stelle. Die Redaction.

wir können annehmen, dass der Letztere, der bis in sein hohes Alter die Gabe hatte, seinen Schülern denselben Enthusiasmus für seine Wissenschaft einzuflössen, den er selbst besass, auch Pringsheim zuerst für die Botanik gewonnen hat. Offenbar hatte dieser von vornherein den Wunsch, sich dem Studium der Naturwissenschaften zu widmen; doch sein Vater, der ohnehin lieber gesehen hätte, wenn der Sohn sich einem einträglichen industriellen oder kaufmännischen Beruf zugewendet hätte, bestand darauf, dass dieser wenigstens ein Brodstudium ergreife, das einmal seinen Mann ernähren könne. So trat denn Pringsheim im Wintersemester 1843/44 aus der philosophischen in die medicinische Facultät über; er hörte Anatomie bei Otto, Physiologie bei Purkinje. Dieser ausgezeichnete Forscher, dem wir ja auch eine werthvolle pflanzenanatomische Untersuchung über die Spiralzellen des Antherengehäuses verdanken, übte auf seine Zuhörer um so tiefere Einwirkung, als er, im Gegensatz zu der damals an der Breslauer Universität blühenden und durch Nees von Esenbeck glanzvoll repräsentirten Naturphilosophie, die exacte Methode vertrat und in seinem physiologischen Institut, das er, als das erste seiner Art, in einem bescheidenen Häuschen auf dem Grundstück der Breslauer Anatomie gegründet hatte, seine Vorlesungen durch Experimente belebte[1]).

Ostern 1844 bezog Pringsheim die Leipziger Universität, nominell als Student der Medicin, doch schon damals entschlossen, Naturforscher zu werden. Er wandte sich an Kunze, um zu erfahren, auf welche Weise er am besten sich in die Botanik einarbeiten könne; dieser gab ihm den guten Rath: „Kaufen Sie sich ein Mikroskop und studiren Sie Schleiden's Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik.“

Heutzutage kann man sich kaum vorstellen, welch' mächtigen Eindruck auf die studirende Jugend dieses Buch machte, dessen erste, 1843/44 erschienene Auflage so rasch vergriffen wurde, dass die zweite schon 1845/46, die dritte und letzte 1848/49 nothwendig wurde. Während die „methodologische Einleitung“

---

1) Auch Julius Sachs ist aus der Breslauer Schule Purkinje's hervorgegangen; als dieser 1848 nach Prag berufen wurde, wo er das geistige Haupt der nationalen czechischen Bewegung wurde, folgte auch Sachs ihm dahin.

des Buches mit zündender Beredsamkeit, im Gegensatz zu den unfruchtbaren Speculationen der Naturphilosophie, Baco's inductive, Kant's kritische Methode auf den Schild hob, verhöhnte der Text mit schneidiger Schärfe die damals in Deutschland übliche scholastische Behandlungsweise der Botanik, bezeichnete Floristen und Systematiker als Heusammler und stellte als oberste Leitsätze der Wissenschaft zwei Maximen fest: die Erforschung der Entwickelungsgeschichte als Schlüssel für die gesammte Morphologie, und die Erforschung des Baues und Lebens der Zelle als Schlüssel für die Physiologie der Pflanze. Beide Aufgaben konnten nur mit Hilfe des Mikroskopes gelöst werden.

Dem Kreise aufstrebender Forscher, die sich unter der Anregung des Schleiden'schen Buches seit der Mitte der vierziger Jahre vereinigten, um die Wissenschaft der Botanik auf der Grundlage der mikroskopischen Entwickelungsgeschichte und Zellenlehre neu aufzubauen, schloss sich auch Pringsheim an. Schon 1844 hatte er sich ein Schiek'sches Mikroskop angeschafft, dessen vorzügliche Leistungen er in einer seiner Abhandlungen rühmt; er nahm Zeichenunterricht, um auch in dieser, dem Mikroskopiker unentbehrlichen Kunst Meisterschaft zu erlangen; nun liess er sich ganz von dem Zauber fesseln, den das Mikroskop auf den jungen Naturforscher ausübt, indem es ihm eine neue Welt erschliesst. Da es damals noch keine botanischen Institute gab, und die mikroskopische Technik noch in den Anfängen stand, musste er, wie alle seine Zeitgenossen, sein eigener Lehrer im Mikroskopiren werden und seine eigenen Methoden ausbilden.

Nach einjährigem Aufenthalt in Leipzig ging Pringsheim 1845 an die Berliner Universität, jetzt als erklärter Student der Naturwissenschaften; er hörte Chemie bei Mitscherlich und Heinrich Rose, Physik bei Gustav Magnus und Dove, Botanik bei Kunth. Im Winter 1847 konnte er bereits der Berliner philosophischen Facultät die erste Frucht seiner mikroskopischen Studien als Inaugural-Dissertation einreichen, eine entwickelungsgeschichtliche Untersuchung der sklerotischen Palissadenzellen, welche die Testa der Erbse zusammensetzen; er zeigte, dass ihre Verdickungen in Gestalt paralleler, einwärts

vorspringender Längsleisten entstehen, die sich in wenig Tagen beim Reifen der Samen centripetal und tangential verlängern und verbreitern; er benutzte seine Beobachtungen zu allgemeinen Schlüssen über Bildung der Verdickungsschichten[1]).

Schlechtendal hatte die Dissertation, die nach damaligem Usus lateinisch geschrieben sein musste, in seine Linnaea aufgenommen; aber ehe dieselbe gedruckt erschien und bevor noch dem Verfasser der Termin zur Doctorprüfung angesetzt wurde, war der Sturm losgebrochen, der von Frankreich ausgehend, die alten Staatsordnungen in ganz Europa von Grund aus erschütterte und erst zerstörend, dann reinigend eine neue Zeit politischer und socialer Entwickelung herbeiführte. Wie alle ideal angelegten Jünglinge in jener Zeit, war auch Pringsheim feurig begeistert für den Gedanken eines einigen, freien deutschen Vaterlandes. Als Anfang März 1848 die politische Erregung in Berlin stärkere Wellen schlug, traten auch bei Pringsheim die botanischen Forschungen eine Zeit lang in den Hintergrund; er betheiligte sich lebhaft an den Volksversammlungen, wo unter den Zelten im Berliner Thiergarten die Forderungen des Volkes zum ersten Male öffentlich discutirt wurden; am Nachmittag des 18. März befand er sich im Hause der Zeitungshalle, dem damaligen Sammelpunkt der liberalen Geister, das durch Barikaden vertheidigt wurde; als das Haus von den Truppen mit leichter

---

1) E. Mitscherlich, der von der Facultät zum Referenten über die Pringsheim'sche Arbeit bestellt war, verlangte, dass der Verfasser ihm die Präparate vordemonstriren solle, über die er geschrieben. Pringsheim, der sich in Leipzig aufhielt, um eine dort begonnene Untersuchung zu vollenden, erklärte schriftlich, er sei jetzt (im Winter 1847) nicht im Stande die jugendlichen Entwickelungszustände reifender Erbsen zu beschaffen, worauf Mitscherlich erklärte, er werde die Dissertation nicht eher aus den Händen geben, bis ihm alles gezeigt worden sei. Mit Mühe gelang es Pringsheim sich junge Erbsen zu verschaffen, mit denen er nach Berlin kam, um die verlangten Präparate zu demonstriren. Bei dieser Veranlassung machte ich, der ich damals viel bei Mitscherlich verkehrte, in dessen Hause die erste Bekanntschaft mit Pringsheim; das Band der Freundschaft, das sich damals in Folge unserer gleichsinnigen Bestrebungen knüpfte, wurde im Laufe der Jahre immer inniger und ist erst durch seinen Tod gelöst worden. In der Biographie Pringsheim's, welche der Jahresbericht des Botanischen Vereins für die Provinz Brandenburg von 1894 bringt, ist die Geschichte mit Mitscherlich irrthümlich auf Pringsheim's Habilitation bezogen.

Mühe, doch nicht ohne Blutvergiessen gestürmt war, wurde auch Pringsheim als Gefangener fortgeführt; doch kam er unbeschädigt davon, obschon ihm schon das Bajonett auf die Brust gesetzt war. Am frühen Morgen des 19. März, als der Strassenkampf eben beendet war, wurde er an das Lager eines Freundes gerufen, der durch eine Kugel mitten durch die Brust getroffen war; durch aufopfernde Pflege, die ihn Wochen lang nicht vom Krankenbett fortliess, gelang es ihm, mit Unterstützung seines Freundes Ludwig Traube, dem schon fast Aufgegebenen das Leben zu erhalten.

Diese Zurückgezogenheit von dem die Stadt aufwühlenden öffentlichen Leben wurde für Pringsheim eine Zeit innerer Sammlung, in der die hochgehenden Wogen politischer Leidenschaft sich beruhigten. Drei Wochen nach dem 18. März schreibt er an seine spätere Gattin: „In die politischen Streitigkeiten mische ich mich nicht. — Ich halte es für schändlich, das alte Gebäude, das trotz seiner ungeheuren Mängel doch auch manche gute Seite hat, umzustürzen und an seine Stelle das Chaos oder die dumme Einfalt und thierische Glückseligkeit wilder Urvölker zu setzen, die weder Industrie noch Wissenschaft kennen“; er vertraut den neuen Ministern, welche die socialen Fragen studirt haben und das Mögliche zur Linderung der socialen Uebel herbeizuführen willens sind.

Diese Gesinnung hat Pringsheim immerdar bewahrt; den freisinnigen Idealen seiner Jugend ist er sein ganzes Leben hindurch treu geblieben; von öffentlicher politischer Thätigkeit, für die er sich weder Beruf noch Befähigung zutraute, hat er sich stets fern gehalten.

Ueber seine eigene Lebensaufgabe, die er im idealsten Sinne auffasst, ist er sich jetzt völlig klar. Am 18. Juni 1848 schreibt der 25jährige Doctor der Philosophie an seine Braut: „Mein Leben ist der angestrengtesten Wirksamkeit, nicht dem Genusse geweiht. Gewiss ist, dass ich nach meinen Fähigkeiten wirken werde, dass mein Leben nicht nutzlos und verloren sein wird. Mein erwähltes Gebiet geistiger Thätigkeit ist die rein theoretische Forschung in der Naturwissenschaft, ein Gebiet, dessen praktische Bedeutung für die Gesellschaft zugleich unermesslich ist. Alles, was ausserhalb dieses Gebietes liegt, kann nur unter-

geordneter Gegenstand meines Interesses sein; ein anderes als thätiges Interesse aber erkenne ich nicht an. Ich achte nur selbstständig productive, die Ausbildung des Menschengeschlechts fördernde Thätigkeit, die dem Menschen zu sagen gestattet, dass Mit- und Nachwelt ohne sein Dasein einen Verlust gehabt hätten, dass seine Stelle nicht durch einen Anderen ausgefüllt werden konnte."

Am 11. April 1848 war Pringsheim von der philosophischen Facultät in Berlin zum Doctor promovirt worden; charakteristisch sind die von ihm vertheidigten Thesen: „Microscopum observatorum non fallit; Cellula est individuum; Doctrinae metaphysicae non existunt." Um auch von den französischen Naturforschern zu lernen, begiebt er sich nach Paris und miethet sich in dem kleinen, düstern Hôtel du Jardin des plantes ein, wo er dem Mittelpunkt der Pariser naturhistorischen Studien am nächsten ist. Ende Juni 1849 geht er nach London; überall ist das Mikroskop sein Begleiter. Anfang September dieses Jahres kehrt er nach Berlin zurück mit der Absicht, an der Universität als Privatdocent der Botanik sich zu habilitiren; als Gegenstand seiner Habilitationsschrift hat er „die Entwickelungsgeschichte der Saprolegnia ferax"[1]) bestimmt. Es ist dies der erste Versuch, auf Grund lang fortgesetzter Kulturen die vollständige Entwickelung eines Thallophyten von der Keimung bis zur Fortpflanzung darzustellen, die Pringsheim damals in der Bildung geschlechtsloser ruhender und Schwärmsporen erschöpft glaubte. Nees von Esenbeck, der von der Reaction auf das Bitterste verfolgt und von seiner Professur und Direction des Breslauer botanischen Gartens abgesetzt, zur Versteigerung seiner Bibliothek genöthigt worden war, der aber die Leitung der Carol.-Leop.-Akademie behielt, hatte Pringsheim 1850 zum Mitglied dieser Akademie mit dem Beinamen Dutrochet ernannt, und die Aufnahme der Saprolegnia-Arbeit in die Nova Acta zugesagt; mit ungeduldiger Hast betreibt Pringsheim den Druck seiner Habilitationsschrift, die 1851 im 15. Bande der Nova Acta mit fünf Tafeln erschien.

---

1) Die irrthümliche Bestimmung als Achlya prolifera hat Pringsheim später selbst berichtigt.

Wenn Pringsheim mit solchem Eifer den Druck seiner ersten grösseren Arbeit zu beschleunigen suchte, so trieb ihn, stärker noch als der Wunsch, seine akademische Lehrthätigkeit zu beginnen, die Sehnsucht, die neben der wissenschaftlichen Forschungslust sein Gemüth Jahre lang auf's Tiefste erregt hatte. Nicht weit von seinem väterlichen Hause war ihm das Mädchen aufgeblüht, das er sich seit früher Jugend zur Lebensgefährtin erkoren hatte. Henriette Guradze war die Tochter eines angesehenen Kaufmanns in Oppeln; sie hatte eine ungewöhnlich tiefe Bildung genossen, sie war gewöhnt ernst über die Aufgaben des Lebens nachzudenken, dabei von echt weiblicher Anmuth und edler Gesinnung. Als sie 14 Jahr alt war, hatte ihr der damals 22jährige Student in seinem ersten Briefe seine Liebe gestanden; seitdem hatten sie sich heimlich miteinander verlobt und einen ununterbrochenen Briefwechsel unterhalten, freilich nur unter dem Couvert der älteren Schwester; denn die Verwandten, die durch industrielle Unternehmungen zu Reichthum und Grundbesitz gelangt waren, wollten nicht zugeben, dass Henriette, die inzwischen ihren Vater verloren, einem Manne anvertraut werde, der keinen eigenen Erwerb hatte und nur die brodlose Kunst des Mikroskopirens betrieb.

Nachdem Pringsheim am 20. December 1850 vor der Berliner philosophischen Facultät seine Probevorlesung gehalten hatte, schrieb er Tags darauf an seine Braut: „Seit gestern Abend bin ich mit der hohen Würde eines Privatdocenten bekleidet; für mich heisst dies nichts anderes als: ich bin in Kurzem Ihr Gemahl!“ Er hielt nun förmlich bei der Mutter um Henrietten's Hand an und erhielt dieselbe, indem er versicherte, er sei nun in der Lage eine Frau zu ernähren; im Februar 1851 fand die öffentliche Verlobung, am 20. Mai desselben Jahres die Hochzeit statt. Es war eine gesegnete Ehe; wer je das Glück gehabt hat, intimeren Verkehr mit dem Pringsheim'schen Hause zu pflegen, der weiss, welch' schöner Geist in demselben waltete, wie Henriette, die ein volles Verständniss für die idealen Bestrebungen ihres Gatten besass, demselben nicht bloss alle kleine Sorgen fernhielt, sondern auch mit feinem Takt in ihrem schönen Besitzthum den freundschaftlichen Verkehr mit den erlesensten Kreisen der Residenz aufrecht zu erhalten, und

durch ihre Herzensgüte und warme Theilnahme auch die jüngere Generation an ihr Haus zu fesseln verstand. Von den drei Töchtern, die dem Ehepaar geboren wurden, starb die mittlere jung; die ältere ist an den Chemiker von Breslau, Ladenburg, die jüngste an einen Gutsbesitzer in der Provinz Posen, Dr. Carst, glücklich verheirathet.

Aber zunächst trat die wissenschaftliche Arbeit wieder in ihr Recht. Im Sommer 1851 begann Pringsheim seine akademische Thätigkeit, indem er in der eigenen Wohnung „mikroskopische Uebungen über Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Phanerogamen und Kryptogamen" abhielt und ein Colleg „Theoretische Botanik" ankündigte, das aber wegen Mangel an Zuhörern nicht zu Stande kam. Wir wollen hier gleich bemerken, dass Pringsheim's Docententhätigkeit in Berlin nicht eben grosse Erfolge erzielte; er war alle Zeit von seinen eigenen Arbeiten so ganz erfüllt, dass er den Zwang der Vorlesungen als eine Störung empfand, der er nur mit Widerstreben sich fügte; und da er den Grundsatz festhielt, der Docent dürfe nur das lehren, was noch nicht in den Büchern steht, so beschränkte er sich auf mikroskopische Uebungen und Demonstrationen aus dem Gebiete der Anatomie, Morphologie und Physiologie. Von eigentlichen Vorlesungen hat er nur einmal im Sommer 1853 „Geschichte der Algen mit besonderer Berücksichtigung der Süsswasseralgen Berlins und der Meeresalgen der Nordsee" und im Winter 1854/55 „über Form und Bildung der Pflanzenzelle" vorgetragen.

Mit desto grösserem Eifer und Erfolg wurden fortan die wissenschaftlichen Forschungen betrieben. Hatte Pringsheim bisher seine Studien auch auf die Phanerogamen ausgedehnt (noch 1851 veröffentlichte er in der Botanischen Zeitung eine Untersuchung „über Entwickelungsgeschichte des Stempels, des Samenträgers und der unbefruchteten Samenknospe von Mercurialis"), so concentrirte er jetzt seine Forschungen mehr und mehr auf die Kryptogamen. Es war ja um die Mitte dieses Jahrhunderts die denkwürdige Epoche gekommen, wo die Kryptogamen in den Mittelpunkt der wissenschaftlichen Bewegung in der Botanik getreten waren, wo ihre Entwickelungsgeschichte, die noch ein Jahrzehnt vorher ein fast völlig unerforschtes Ge-

biet gewesen, durch eine Reihenfolge glänzender Entdeckungen mit einem Male in helles Licht gestellt wurde. Abgesehen von der Fülle neuer Thatsachen, die jetzt festgestellt wurden, gewannen die kryptogamischen Forschungen eine ganz hervorragende Bedeutung für die allgemeine Biologie durch die innige Verbindung, in welcher dieselben zu den höchsten Problemen des Lebens, insbesondere zur Zellenlehre und zu den Gesetzen geschlechtlicher und geschlechtsloser Fortpflanzung standen.

Nachdem die geschlechtliche Fortpflanzung in sämmtlichen Familien der höheren Kryptogamen durch Unger, Nägeli, Sumiński, Mettenius, Milde nachgewiesen und ihre gesammte Entwickelungsgeschichte 1851 in Hofmeister's genialen „Vergleichenden Untersuchungen" einen vorläufigen Abschluss gefunden hatte, treten nunmehr auch die bis dahin vernachlässigten Algen und Pilze in den Vordergrund der Forschung. Das Vorhandensein geschlechtlich differenzirter Organe wurde jedoch diesen niedersten Pflanzen allgemein abgesprochen; desto zahlreicher mehrten sich die Beobachtungen über die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Algen durch Schwärmsporen, auf die Unger 1842 durch seine enthusiastische Darstellung der Vorgänge bei Vaucheria die Aufmerksamkeit von Neuem gelenkt hatte. Besonders fruchtbar war das Jahr 1851; denn jetzt erschienen die auf Veranlassung einer Preisfrage 1847 von der Pariser Akademie gekrönten Abhandlungen von Thuret und von Derbès und Solier, welche die allgemeine Verbreitung der Zoosporenbildung bei Meeres- wie bei Süsswasseralgen nachwiesen; sorgfältige Beobachtungen bei den letzteren brachte auch die noch etwas früher (1849/50) veröffentlichte Schrift von Alexander Braun „Ueber die Verjüngung in der Natur", in der zugleich die Bedeutung dieser Vorgänge für die allgemeine Zellenlehre eingehend erwogen wurde. Obwohl bei zahlreichen Algen das Vorhandensein von zweierlei Arten Zoosporen — von Alexander Braun als Makro- und Mikrogonidien unterschieden —, ausserdem auch noch von ruhenden Dauersporen nachgewiesen wurde, so dachte doch Niemand an die Möglichkeit, dass hier eine geschlechtliche Differenz verborgen sei. Pringsheim selbst hatte 1850 bei Saprolegnia und 1852 bei Spirogyra die Keimung dieser Ruhesporen beschrieben; aber bei den einen wie

bei den anderen war man damals weit entfernt, sie als sexuelle Producte aufzufassen, trotzdem die Entstehung der letzteren durch Copulation schon seit dem vorigen Jahrhundert durch O. F. Müller bekannt war.

Nun hatte zwar 1847 Nägeli die Antheridien der Florideen entdeckt und sie als deren männliche Geschlechtsorgane angesprochen; aber ganz abgesehen davon, dass er keinen Beweis für diese Deutung beizubringen vermochte, hatte er selbst daraus nur den Schluss gezogen: gerade wegen des Vorhandenseins von Sexualorganen müssten die Florideen von den geschlechtslosen Algen ausgesondert werden. Erst 1853 war Thuret auf experimentellem Wege der exacte Nachweis gelungen, dass die von ihm in Gemeinschaft mit Decaisne 1844 bei den Fucaceen aufgefundenen, 1851 genau beschriebenen „Anthérozoides“ nicht geschlechtslose Schwärmsporen, sondern die befruchtenden Elemente seien, die an die weiblichen Sporen sich dicht herandrängen, ohne jedoch, wie er damals meinte, in diese einzudringen, die gleichwohl aber die Keimfähigkeit derselben bedingen. Bei den Florideen hatte Thuret, wie Solier und Derbès, die allgemeine Verbreitung der Antheridien nachgewiesen.

Thuret's überraschende Entdeckungen, veranschaulicht durch die unübertrefflich schönen Zeichnungen von Riocreux, veranlassten Pringsheim, der nunmehr in den Algen das aussichtsreichste Forschungsgebiet erkannt hatte, im Sommer 1852 zum ersten Male nach Helgoland zu gehen, wo er dieselben prüfen und vollständig bestätigen konnte. Diese merkwürdige Insel, die als der einzige Punkt der deutschen Nordsee auf ihrem Felsengrund die reichste und leicht zugängliche Ernte von Meeresthieren und -pflanzen darbietet, war zuerst von Johannes Müller als eine Station für zoologische Forschungen erkannt, von ihm und seinen Schülern zu Studienzwecken fast jährlich besucht worden; Pringsheim war der Erste, der sie auch für botanische Arbeiten ausbeutete. Im Sommer 1853 ging er, um seine Kenntniss der Meeresalgen und ihrer Fortpflanzung zu erweitern, an das Mittelmeer und liess sich dann mit seinem Mikroskop längere Zeit in Servola bei Triest nieder.

Zunächst verwerthete Pringsheim seine Algenstudien zu einer Reform der Zellenlehre. Im Jahre 1854 erschienen seine

„Untersuchungen über den Bau und die Bildung der Pflanzenzelle, I. Abth.: Grundlinien einer Theorie der Pflanzenzelle.“ Bekanntlich hatte Mohl, der 1844 das Protoplasma als den wesentlichen Bestandtheil des Zellinhaltes erkannt hatte, die durch gewisse Reagentien bewirkte Zusammenziehung desselben, die heute als Plasmolyse bezeichnet wird, auf die Contraction einer besonderen Hautbekleidung des Protoplasma, des Primordialschlauches, zurückgeführt; Alexander Braun hatte 1849 das vom Primordialschlauch eingeschlossene Protoplasma für den eigentlichen Zellenleib erklärt. Pringsheim wies nun nach, dass ein besonderer häutiger Primordialschlauch nicht existire, dass das Protoplasma der Pflanzenzelle in zwei Schichten, Körnerschicht und Hautschicht, differenzirt sei. Aus seinen Beobachtungen der Zelltheilung bei Algen und Pollenmutterzellen zog dann Pringsheim den Schluss, dass die Hautschicht aus einer gelatinösen, in Säuren löslichen Modification des Zellstoffes bestehe, die an der Grenze zwischen Zellsaft und Wandplasma gebildet werde, aber unter der Zellhaut sich ansammle; dass die Zellstoffmembran durch directe Umwandlung aus der Hautschicht hervorgehe, so dass diese bei der Membranbildung verschwinde und dann von Neuem sich ansammeln müsse; er nahm ferner an, dass die Scheidewand sich theilender Zellen nicht aus einer activen Selbsteinschnürung des Plasmakörpers hervorgehe, sondern dass dieser passiv durch eine gürtelförmig einwärts vordringende Querfaltung der Zellwand durchgeschnitten werde. Dies Pringsheim'sche Buch hat auf die Lehre von der Zelle unzweifelhaft einen bestimmenden Einfluss ausgeübt; inwieweit seine Ergebnisse durch spätere Forschungen modificirt worden sind, ist hier nicht der Ort zu untersuchen.

Mit dem Jahre 1855 trat Pringsheim in den Zenith seiner wissenschaftlichen Thätigkeit. Hatten sich ihm schon vorher die Geschlechtsverhältnisse der höher organisirten Meeresalgen, der Fucaceen und Florideen, in Bestätigung der Thuret'schen Arbeiten, als zweifellos herausgestellt, so liess sich doch nicht absehen, ob und bis zu welchen niederen Stufen der Süsswasseralgen sich der sexuelle Gegensatz erstrecke, und vor Allem war der eigentliche Zeugungsakt bei allen bisherigen Untersuchungen der Beobachtung unzugänglich geblieben. Im Herbst und Winter

1854/55 nahm Pringsheim eine der einfachsten Algen in Kultur, bei welcher der gesammte Lebensprocess in der nämlichen Schlauchzelle sich abspielt, Vaucheria terrestris, bei der ältere, unvollständige oder gänzlich missverstandene Beobachtungen von Vaucher (1804), Nägeli (1847) und Karsten (1852) ihm die glückliche Ahnung nahe gelegt hatten, dass sie ihm bei gründlicher Forschung den Schlüssel für das Problem der geschlechtlichen Fortpflanzung bringen würde. Seine Erwartung täuschte ihn nicht. Am 5. März 1855 konnte Alexander Braun, der 1851 auf Betreiben Leopold von Buch's als Professor der Botanik und Director des botanischen Gartens nach Berlin berufen worden war und der an den Bestrebungen Pringsheim's den wärmsten fördernden Antheil nahm, der Berliner Akademie der Wissenschaften dessen vorläufige Mittheilungen „über die Befruchtung und Keimung der Algen und über das Wesen des Zeugungsaktes“ vorlegen.

Die Abhandlung erregte in den weitesten wissenschaftlichen Kreisen Aufsehen und fand sofort die allgemeinste freudige Anerkennung; sie ist ein charakteristisches Beispiel für die Methode der Pringsheim'schen Arbeiten. Wenn derselbe durch die gründlichste, mit unermüdlicher Ausdauer bis zur Erschöpfung der feinsten Einzelheiten fortgesetzte Beobachtung eine Anzahl neuer Thatsachen sicher festgestellt hatte, so ging er sofort daran, aus diesen mit kühner, fast immer glücklicher Divinationsgabe allgemeine Gesetze abzuleiten. Der bedeutungsvollste Gewinn für die Wissenschaft bestand darin, dass es Pringsheim geglückt war, den Moment der Zeugung durch das Eindringen der Spermatozoen in das Ei von Vaucheria direct zu beobachten. Folgereich waren aber auch die Beobachtungen, dass das Oogonium von Vaucheria vor der Befruchtung sich an der Spitze unter Austritt eines Schleimtropfens öffnet; dass am Ei ein besonderer hyaliner Befruchtungsfleck vorhanden ist; dass dasselbe erst nach dem Eintritt der Spermatozoen sich mit einer Sporenhaut bekleidet; dass die Ruhesporen als sexuelle Geschlechtsproducte, die Mikrogonidien als befruchtende Samenkörper, die Makrogonidien als geschlechtslose Keimzellen erkannt wurden. Pringsheim stand nicht an, die zunächst nur an einer einzigen Art ermittelten Thatsachen auf alle Algen auszudehnen und die

älteren, bis dahin unverstandenen Beobachtungen über deren Fortpflanzungsweisen dementsprechend umzudeuten.

Nunmehr drängte sich Pringsheim die Aufgabe auf, nach den neu gewonnenen Gesichtspunkten die Entwickelungsgeschichte der sämmtlichen Süsswasser- wie der Meeresalgen zu erforschen. Im Juni 1855 begab er sich zum zweiten Male nach Helgoland und blieb daselbst bis Ende August, die ganze Zeit über mit angestrengtester Arbeit beschäftigt, zu der ihn die Ueberfülle des zuströmenden Materials antrieb, das er wo möglich gleichzeitig bewältigen wollte. Sein damaliger Seelenzustand lässt sich aus einem Briefe erkennen, den er am 31. Juli 1855 an seine mit einem sechsmonatlichen Töchterchen auf dem Festlande zurückgebliebene Gattin richtete: „Die Grösse meiner Aufgabe hier ist eine ungeheuere, wie ich sie so umfassend mir nicht vorgestellt habe; ich bin abgespannt und überbürdet, und es thut mir wahrlich Abwechselung und Erholung Noth; aber ich halte es für die dringendste Pflicht, sowohl gegen mich als gegen die Wissenschaft, auszuharren. Ich bin gehetzt wie noch nie; alles brennt unter meinen Fingern vor Angst und Ungeduld, dass mir die Zeit zur Ausführung fehlen werde. Die Wissenschaft ist nun einmal kein Spass; ich bin nicht im Stande, wissenschaftlicher Dilettant zu sein. Will ich aber der Wissenschaft wirklich dienen, so darf ich auch die Opfer nicht scheuen, die sie verlangt. Es ist mir bitterer Ernst, das, was ich für meine Aufgabe halte, noch in diesem Sommer zu lösen."

In den folgenden Monaten wandten sich Pringsheim's Untersuchungen den beiden Familien der Süsswasseralgen zu, über deren Geschlechtsverhältnisse er schon früher einige, wie sich jetzt herausstellte, nicht correcte Vermuthungen ausgesprochen hatte, den Oedogoniaceen und den Coleochaetaceen. Ihre Ergebnisse wurden der Berliner Akademie im Mai 1856 durch Alexander Braun vorgelegt; bei den ersteren erkannte Pringsheim die von Braun entdeckten, auf den Oogonien sitzenden Zwergpflänzchen als zwergige Männchen, und konnte die Vorgänge bei der Zeugung, die er jetzt als „materielle Vermischung der ganzen Masse eines einzigen Samenkörpers mit der Masse des Eies" bezeichnet, mit noch grösserer und jeden Zweifel ausschliessenden Entschiedenheit darstellen. Thuret und ich selbst, die wir

auf Grund unserer eigenen Beobachtungen bei der ersten Abhandlung noch Bedenken gegen das factische Eindringen der Spermatozoen in das Ei ausgesprochen hatten, überzeugten uns jetzt von der Richtigkeit der Pringsheim'schen Beobachtungen.

Aus der von ihm zuerst ermittelten Thatsache, dass aus den Oosporen von Bulbochaete wie aus denen von Sphaeroplea, Chlamydococcus u. a. bei der Keimung eine Anzahl Zoosporen hervorgehen, schloss Pringsheim, dass die Oosporen eigentlich als Sporenfrüchte aufzufassen seien; er begründete darauf eine Analogie mit den Früchten der Moose (z. B. der Riccieen), welche bei den berindeten Oosporen der Coleochaetaceen noch evidenter hervortrete, und wies auf Grund dieser Auffassung auch dem Generationswechsel eine Stelle in der Entwickelung der Algen zu. Pringsheim ist später noch einmal (Monatsberichte der Berliner Akademie, December 1876) in eingehender Untersuchung auf die Beziehungen des Generationswechsels der Algen zu dem der Moose zurückgekommen, nachdem er an einem Bryum und zwei Hypnum-Arten die interessante Beobachtung gemacht hatte, dass die durchschnittenen Fruchtstiele in protonemaartige Fäden aussprossen, und aus diesen neue Moospflänzchen produciren, ohne durch das Sporenstadium hindurch gegangen zu sein.

Im Juni 1857 theilte Alexander Braun der Berliner Akademie Pringsheim's neue Untersuchungen „über Befruchtung und Generationswechsel der Algen" mit; sie betreffen die Saprolegniaceen, die er nun auf Grund des Verhaltens ihrer geschlechtslosen Schwärmsporen in die schon von Nees von Esenbeck unterschiedenen Gattungen: Saprolegnia und Achlya, und in eine dritte, von ihm neu aufgestellte, Pythium, eintheilte. Bei zwei Arten, Saprolegnia monoica und Pythium monospermum, hatte er jetzt auch die geschlechtliche Fortpflanzung durch Oosporen entdeckt, die durch schlauchförmige Antheridien befruchtet werden; er fand, dass aus diesen dünne Copulationsfortsätze durch präformirte Löcher der Oogoniumwand in die Eier eindringen; seine Vermuthung, dass in den Antheridien Spermatozoen gebildet, und dass bei diöcischen Saprolegniaceen die von Cornu als endophyte Chytridiaceen erkannten Parasiten die Bedeutung von Antheridien besitzen, hat sich allerdings später nicht bestätigt.

Gewiss war es der Wunsch, für die ausführliche, durch die nöthigen Abbildungen versinnlichte Veröffentlichung seiner Algenstudien ein eigenes Organ zur Verfügung zu haben, der in dieser Zeit Pringsheim anregte, mit den hervorragendsten botanischen Forschern zur Begründung einer neuen Zeitschrift in Verbindung zu treten, die in Haltung und Ausstattung sich Poggendorf's Annalen der Physik, Liebig's Annalen der Chemie, oder Johannes Müller's Archiv für Anatomie und Physiologie ebenbürtig an die Seite stellen sollte. Seinen energischen Bemühungen gelang es im Jahre 1857, „die Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik" ins Leben zu rufen, und dadurch für diese Wissenschaft ein Organ zu begründen, in dem fast Alle, die seit den letzten 40 Jahren an der fortschreitenden Entwickelung derselben gearbeitet, die wichtigsten ihrer Forschungen niedergelegt haben. Es war Pringsheim noch vergönnt, unter seiner Redaction den 26. Band der Jahrbücher erscheinen zu lassen, die den Namen ihres Begründers auch nach seinem Tode noch fortführen.

Bereits das erste Heft des ersten Bandes der neuen Jahrbücher (1857) veröffentlichte unter dem Titel „Beiträge zur Physiologie und Systematik der Algen" Pringsheim's Untersuchungen „über die Morphologie der Oedogonien", das zweite die „der Saprolegnien"; das erste Heft des zweiten Bandes (1858) behandelte „die Coleochaeten"; das zweite brachte „Nachträge zur Morphologie der Saprolegnien (1859)". Dass diese Abhandlungen durch den Reichthum neuer und vollkommen sicher gestellter Thatsachen, wie durch die klare Darstellung in Wort und Abbildungen mustergiltig sind, ist allgemein anerkannt. Indem Pringsheim bei den von ihm bearbeiteten Familien eine ungeahnte Mannigfaltigkeit geschlechtlicher und geschlechtsloser Fortpflanzungsweisen ermittelte, war er zugleich der Erste, der die neu gewonnenen physiologischen Gesichtspunkte als Grundlagen für die Systematik verwerthete und zu einer natürlichen Eintheilung der Süsswasseralgen den Grund legte.

Am 29. März 1860 wurde Pringsheim von der Berliner Akademie der Wissenschaften als ordentliches Mitglied gewählt; am 29. Juli trat er in dieselbe ein; auf eine Ansprache von Dubois-Raymond antwortete er durch eine Darlegung der

wissenschaftlichen Aufgaben, deren Lösung er anstrebte. Als Mitglied der Akademie hat Pringsheim den Wirkungskreis gefunden, der seiner Naturanlage am meisten entsprach; er gestattete ihm, sich ganz ausschliesslich auf die wissenschaftliche Forschung zu concentriren[1]), gleichzeitig aber auch, was ihm Herzensbedürfniss war, die Bestrebungen jüngerer Fachgenossen thatkräftig zu fördern und zu unterstützen.

Schon im December 1860 konnte Pringsheim der Akademie nunmehr persönlich eine neue Entdeckung aus der Entwickelungsgeschichte der Algen vortragen; sie betrifft „die Dauerschwärmer des Wassernetzes und einige verwandte Bildungen". Neben den Makrogonidien, durch deren Aneinanderlagerung nach der Keimung sich junge Netze an den Schläuchen der alten bilden, hatte Alexander Braun bei dieser zierlichen Alge auch Mikrogonidien beschrieben, welche ausschwärmen und in kleine protococcusähnliche Kugelzellen sich umwandeln. Pringsheim zeigte, dass diese Protococcuskugeln nach längerer Ruhe auswachsen, eine polyedrische, mit hornartigen Fortsätzen ausgestattete Gestalt annehmen und aus ihrem Inhalt eine Anzahl Schwärmer erzeugen, die bei der Keimung zu Mutterzellen junger Netze werden. Indem Pringsheim diese bis dahin unbekannte Entwickelungsweise durch Heranziehen älterer, unvollständiger Beobachtungen an anderen Algen erweiterte, begründete er darauf die neue Familie der Hydrodictyeen und machte analoge Verhältnisse bei den Draparnaldieen wahrscheinlich.

Nunmehr ging Pringsheim daran, auch seine Beobachtungen an Meeresalgen, für die er bereits eine grosse Anzahl von Tafeln gezeichnet hatte, abzuschliessen und für die Veröffentlichung vorzubereiten. Im August 1857 hatte er sich nach Cherbourg begeben, dessen Algenreichthum durch Le Jolis und Thuret berühmt geworden ist, und war von da nach Le Croissic gegangen, der für naturhistorische Studien besonders günstig ge-

1) Von dem Preussischen Ministerium für Landwirthschaft wurde Pringsheim 1862 zum Mitgliede der Centralcommission für das Landwirthschaftliche Versuchswesen ernannt, welche an den Landwirthschaftlichen Versuchsstationen und Akademien Versuche über Kartoffelwachsthum und Kartoffelkrankheit veranlasste; über die 1862/63, 1868/69 und 1870/71 ausgeführten Arbeiten hat derselbe in den Annalen der Landwirthschaft Bd. XLIX und LVII Bericht erstattet.

legenen Station der Bretagne. Mitte September war er dann, nach einem kurzen Abstecher zu der in Bonn tagenden Deutschen Naturforscherversammlung, nach Cannes gereist, wo er den ganzen Winter bis Anfang März 1858 zubrachte; er war hier wieder mit Thuret zusammen getroffen, den er in Cherbourg besucht hatte und der den Winter in seiner herrlichen Villa bei dem nahen Antibes verlebte. Unter dem milden Himmel der provençalischen Küste hoffte Pringsheim nicht bloss neues Material für entwickelungsgeschichtliche Algenstudien, sondern auch Milderung eines Lungenleidens zu finden, das ihn schon in frühen Jahren durch schwere Asthmaanfälle quälte und ihm zeitweise das Arbeiten unmöglich machte.

Im Sommer 1861 ging Pringsheim das dritte Mal zu Studienzwecken nach Helgoland, wo er den ganzen Juli und August über verweilte. Während seiner Anwesenheit war ein Sturm so plötzlich losgebrochen, dass ein Theil der auf der Düne badenden Gesellschaft nicht rechtzeitig nach der Insel hatte zurückgebracht werden können; die Schiffer erklärten es für unmöglich, die auf der Düne Zurückgebliebenen herüber zu holen. Pringsheim trat an die Spitze eines Ausschusses der Badegäste und vertrat mit solcher Energie die Sache der hilflos auf der Düne festgehaltenen Fremden, dass die Schiffer es endlich wagten, ihre Boote zur Abholung in die stürmisch erregte See zu lassen. Die Lootsenschaft von Helgoland überreichte Pringsheim hierauf feierlich die Ehrenflagge der Insel als ein Zeichen ihrer Anerkennung. Von den herzlichen Beziehungen, die zwischen Pringsheim und Helgoland bestanden, ist der Insel ein dauerndes Denkmal in der Kaiserl. Biologischen Station geblieben, die ihre Begründung vor Allem der von Pringsheim in Gemeinschaft mit Franz Eilhard Schulze ergriffenen, und von dem Universitätsreferenten im preussischen Unterrichtsministerium, Geheimrath Althoff, thatkräftig unterstützten Initiative verdankt.

Als erste Frucht der langjährigen Forschungen am Meeresstrand erschienen im Januar 1862 in den Abhandlungen der Berliner Akademie Pringsheim's „Beiträge zur Morphologie der Meeresalgen“ mit acht Tafeln; hier werden je zwei neue Gattungen mariner Coleochaetaceen und Phaeosporeen aufgestellt,

die Entwickelungsgeschichte der Callithamniaceen-Früchte[1]) und die Keimung der Sporen innerhalb der Vierlings- und Kapselfrüchte bei verschiedenen Florideen beschrieben; letztere Beobachtungen brachten ihm Gewissheit, dass in dieser Familie es nicht die Sporen sein können, die von den Samenkörpern befruchtet werden.

Die zweite Abtheilung seiner „Beiträge zur Morphologie der Meeresalgen" erschien erst 1873 in den Schriften der Berliner Akademie unter dem Titel: „Ueber den Gang der morphologischen Differenzirung in der Sphacelaria-Reihe" (mit elf Tafeln). Pringsheim wählte diese Phaeosporeenfamilie, um an ihr durch eine tief eindringende, vergleichende Betrachtung nachzuweisen, „wie in einem begrenzten Verwandtschaftskreise der morphologische Aufbau in einer fast geradlinigten Reihe von der einfachsten confervenartigen Gestalt der Ectocarpen schrittweise zu der sprossartigen Gliederung und anatomischen Differenzirung von Cladostephus fortschreitet, welche an die Cormophyten unmittelbar anknüpft"; bei letzerer Gattung unterscheidet er normale Verzweigungen und Adventivsprosse, Laub- und Fruchtblätter, Fruchtäste, Haare und Wurzelfäden als durchaus individualisirte und aus ursprünglich differenten Anlagen hervorgehende Organe. Auch hier werden aus den speciellen Beobachtungen alsbald allgemeine Gesetze der Morphologie abgeleitet und entscheidende Beweisgründe gegen Darwin's Lehre von der Umbildung der Arten durch natürliche Zuchtwahl gefunden; denn „die Accumulation der vom Einfacheren zum Zusammengesetzteren fortschreitenden Formenabweichungen in der Sphacelarien-Reihe ist rein morphologischer Natur und hat keinerlei begünstigende Beziehungen zu irgend welchen physiologischen Functionen; vielmehr treten hier jene inneren richtenden Kräfte in die Erscheinung, welche den Gang der gesteigerten Abweichungen, ganz unabhängig vom Kampfe um das Dasein, in die durch die ganze Schöpfungsreihe constante Richtung vom Einfachen zum Mannigfaltigen drängen".

1) Die aus heterogenen Arten von C. A. Agardh gebildete Gattung Trentepohlia wurde von Kützing in die beiden Gattungen Chroolepus und Chantransia aufgelöst; Pringsheim vereinigt Callithamnion (Chantransia) Daviesii und Rothii zu einem besonderen Genus, dem er den Namen Trentepohlia beilegt; es scheint daher nicht gerechtfertigt, diesen Namen auf die Chroolepus-Arten zu übertragen.

Das Jahr 1863 brachte der botanischen Welt eine Ueberraschung. Hatte dieselbe sich bisher gewöhnt, in jeder neuen Arbeit Pringsheim's Entdeckungen aus dem Reiche der Algen zu erwarten, so zeigte ihr die jetzt im dritten Bande seiner Jahrbücher erschienene und von sechs wundervollen Tafeln begleitete Abhandlung „Zur Morphologie der Salvinia natans", dass derselbe mit gleicher Meisterschaft auch die Entwickelungsgeschichte einer hoch organisirten Pteridophyte klar zu legen wusste. An die Keimungsgeschichte der Makrosporen und die Befruchtungsvorgänge im Archegonium reihte sich die vollständig verfolgte Entwickelung des Embryo durch die gesetzmässigen Theilungsfolgen der Eizelle bis zum morphologischen Aufbau der fertigen Pflanze, von deren dreigliederigen Blattquirlen das eingetauchte, früher als Wurzel gedeutete Glied jetzt als Wasserblatt erkannt wurde.

Der dritte Band der Jahrbücher von 1863 hatte schon im zweiten Hefte eine von fünf schönen Tafeln begleitete Untersuchung „über die Keimung der Charen" [1]) gebracht, welche durch den Nachweis eines protonemaartigen Vorkeims diese irrthümlich meist mit den Algen vereinigten Pflanzen in eine nähere Beziehung zu den Moosen stellte.

Das Jahr 1864 führte eine Wendung in Pringsheim's Lebensstellung herbei. Von der Universität Jena wurde ihm die ordentliche Professur und Direction des botanischen Gartens angetragen, als Nachfolger von Schleiden, der nach Dorpat berufen war. Die Berliner philosophische Facultät machte auf Antrag von Alexander Braun Anstrengungen, um Pringsheim für Berlin zu erhalten; da jedoch bei dem Ministerium nur unbestimmte Aussichten zu erlangen waren, so nahm Pringsheim nach einigem Zögern den Ruf nach Jena an. Von entscheidendem Gewicht für ihn war es, dass die Grossherzoglich sächsische Regierung die von ihm gestellte Bedingung der Erbauung eines pflanzenphysiologischen Instituts genehmigte und die erforderlichen Geldmittel sofort bei dem Landtag beantragte

---

1) Die Untersuchungen über die Vorkeime der Charen und über die Embryobildung der Gefässkryptogamen waren der Berliner Akademie schon früher, die erstere im April 1862, die letztere im April 1863, vorgetragen worden.

und bewilligt erhielt. So siedelte denn Pringsheim Ende Juni 1864 nach Jena über, hielt am 26. October seine Antrittsrede „über Richtung und Erfolge der kryptogamischen Studien unserer Zeit“ und eröffnete seine Wintervorlesung „über Kryptogamen“, während er im Sommersemester allgemeine Botanik vortrug; daneben gingen in beiden Semestern mikroskopische Uebungen einher. Auch das Institut wurde nach seinen Anträgen gebaut, den Verhältnissen entsprechend einfach, aber praktisch eingerichtet; es enthielt im Erdgeschoss Hörsaal und Arbeitsräume, im oberen Stock die Dienstwohnung des Directors. So anregend nun auch für Pringsheim der Verkehr mit den naturwissenschaftlichen Collegen, insbesondere mit Czermak, Häckel, Gegenbaur und Bernhard Schulze war, und so grosse Freude ihm auch die Einrichtung des Laboratoriums und das Arbeiten darin mit begabten Schülern gewährte, unter denen Strasburger später sein Nachfolger wurde, so machten ihm doch die bei einer praktischen Wirksamkeit unvermeidlichen Reibungen mit den massgebenden Factoren viel Verdruss, obwohl er bei seinen im Interesse der Wissenschaft gestellten Forderungen an dem Grossherzog stets einen Rückhalt fand; sein Asthma verschlimmerte sich und machte ihm die Stunde ununterbrochenen Vortrages zur Qual; dies legte ihm den Gedanken des Rücktrittes nahe, in dem er von seinen Berliner Freunden, insbesondere von Dubois und Leopold Kronecker, bestärkt wurde; nach vierjähriger Thätigkeit als Universitätslehrer erbat und erhielt er im Sommer 1868 seine Entlassung und kehrte nach Berlin zurück, wo er wieder als ordentliches Mitglied in die Akademie aufgenommen wurde. Den Herbst verlebte er auf einem schlesischen Landgute, das ihm nach dem 1868 erfolgten Tode seines Vaters als Erbtheil zugefallen war; doch gab er dasselbe bald auf und kaufte sich auf der Bendlerstrasse in der Nähe des Berliner Thiergartens eine Villa, die er später gegen ein Haus in der Königin Augustastrasse vertauschte. Durch günstige Vermögensverhältnisse völlig unabhängig gestellt, konnte er sich fortan ganz und gar der wissenschaftlichen Arbeit widmen. Diese war ihm ein Lebensbedürfniss; es hat wohl selten einen Mann gegeben, der so anhaltend und ununterbrochen arbeitete und so wenig das Bedürfniss nach Ruhe und Erholung kannte, wie Pringsheim; bis in

seine letzten Tage war sein Geist von den wissenschaftlichen Problemen, deren Lösung er sich vorgenommen, so ganz gefangen genommen, dass es ihm unmöglich war, seine Gedanken auf etwas anderes abzulenken, und dass er buchstäblich darüber Essen und Trinken vergass; er hat Wochen lang von früh Morgens bis 6 Uhr Abends nichts gegessen, um keine Minute an seiner Arbeitszeit zu verlieren.

In seinem eigenen Hause hatte sich Pringsheim ein Privatlaboratorium eingerichtet, zu dem er mit grosser Bereitwilligkeit aufstrebende junge Talente als Assistenten oder Schüler heranzog; unter anderen haben Pfeffer, Vöchting, Reinke, Lürssen, Tschirch, Zopf, Juranyi, Kienitz-Gerloff, Gürke, Carl Müller, Udo Dammer, Giesenhagen im Pringsheim'schen Laboratorium gearbeitet.

Schon das Jahr 1869 brachte eine neue glänzende Entdeckung, durch welche die Lehre von der geschlechtlichen Fortpflanzung der Algen eine unerwartete Ergänzung fand; im October wurden der Akademie die Beobachtungen „über die Paarung der Schwärmsporen“ mitgetheilt. Während bei einem Theil der Volvocaceen, insbesondere bei Volvox und Eudorina, eine in Eiern und Spermatozoen vollkommen ausgeprägte geschlechtliche Differenzirung nachgewiesen war, fand sich bei anderen Gliedern dieser Familie keine Spur einer solchen. Indem nun Pringsheim nachwies, dass bei Pandorina zwei äusserlich nur in der Grösse etwas verschiedene Schwärmsporen zur Zeugung einer Eispore verschmelzen, eröffnete er eine weitreichende Perspective auf ähnliche Vorgänge bei zahlreichen Süsswasser- und Meeresalgen, bei denen man vorher nur ungeschlechtliche Schwärmsporenbildung gekannt hatte. Besonderes Gewicht wurde von ihm auch auf die Thatsache gelegt, dass die sich paarenden Schwärmsporen mit den farblosen Vordertheilen verschmelzen, welche bei der Keimung das Wurzelende darstellen; indem Pringsheim hier eine Analogie mit dem hyalinen Befruchtungsfleck oder der Copulationswarze der Eier erblickte, wo die Samenkörper eintreten, glaubte er auch das Ei als eine unbewegliche Schwärmspore auffassen zu dürfen, die sich mit einer zweiten, als Samenkörper organisirten Zoospore paart. Wenn in Folge dessen Pringsheim „die Schwärmspore für die morphologische Grund-

form der Zeugung im Pflanzenreiche“ erklärte, so liegt der paradoxen Ausdrucksweise doch unzweifelhaft ein richtiger Gedanke zu Grunde.

Auf einem anderen Gebiete lag die Untersuchung, über welche Pringsheim der Berliner Akademie im Februar 1869 Mittheilung gemacht hatte; sie betrifft die „Bildungsvorgänge am Vegetationskegel von Utricularia vulgaris“. Er bekämpfte hier Hanstein's Ansicht vom Ursprung der embryonalen Gewebssysteme aus gesonderten Initialen und leitete das Wachsthum des schlanken, hakenförmig gekrümmten Vegetationskegels von Utricularia von einer Scheitelzelle ab, die sich, ähnlich wie bei den Kryptogamen, segmentirt; die Blasen betrachtet er auf Grund der Entwickelungsgeschichte als metamorphosirte Sprosse, die unabhängig von den Blättern auf der Bauchseite der Tragachse entstehen und den rankenartigen Sprossen am nächsten verwandt sind. Die Utricularien unserer Gewässer sind ihm gewissermassen Wasserkletterer und schliessen sich hierin an die rankenden Arten dieser Gattung in den Tropen an.

Während so die wissenschaftliche Production, die zu Jena unter dem Druck der Amtsgeschäfte geruht hatte, bei der Rückkehr nach Berlin einen neuen Aufschwung nahm, hatte sich Pringsheim's Gesundheitszustand verschlimmert, die Athemnoth zugenommen; auf den Rath der Aerzte verbrachte er den Winter 1870/71 schwer leidend an der Riviera di Ponente, zumeist in San Remo. Eine Frucht dieses Aufenthalts am Mittelmeer ist der Aufsatz über „die geschlechtslosen Schwärmer und die männlichen Pflanzen von Bryopsis“, den er im Mai 1871 in der Berliner Akademie vortrug.

Im Jahre 1873 und dann nochmals 1882 kehrte Pringsheim mit nicht zu ermüdender Ausdauer wieder zu den Saprolegniaceen zurück, deren Entwickelung ihn schon vor Jahrzehnten beim Eintritt in die wissenschaftliche Laufbahn beschäftigt hatte, und die ihm immer noch einen klaren Einblick in das Mysterium ihrer geschlechtlichen Fortpflanzung hartnäckig verweigerten. Neben einer grossen Mannigfaltigkeit in den Fortpflanzungsweisen, die zur Aufstellung neuer Arten und Gattungen Anlass gaben, führten die neuen Untersuchungen, die unter dem Titel „Nachträge zur Morphologie, Systematik und zum Befruchtungsakt der

Saprolegnien“ im IX. und XIV. Bande der Jahrbücher veröffentlicht wurden, zu einem werthvollen Gewinn für die allgemeine Biologie durch den Nachweis, dass bei dieser Familie das befruchtende Plasma sich nicht zu schwärmenden Samenkörpern gestaltet, sondern in amöboiden Portionen (Spermamöben) durch die Copulationsfortsätze der Antheridien zu den Eiern überfliesst, dass ferner die unbedingte Nothwendigkeit einer solchen Befruchtung mehr und mehr zurücktritt und durch parthenogenetische Fortpflanzung ersetzt wird.

Eine kleine Nachlese zu den Saprolegnien-Studien liefert der 1883 in den Berichten der Deutschen Botanischen Gesellschaft erschienene Aufsatz „Ueber Cellulinkörner“, worin die Pfropfen in den Einschnürungen der Schläuche von Saprolegnia (Leptomitus) lactea auf eine körnige Modification der Cellulose zurückgeführt werden.

Es ist dies die letzte der Arbeiten, die Pringsheim im Gebiete der mikroskopischen Entwickelungsgeschichte zum Abschluss gebracht hat; denn schon seit dem Jahre 1874 hatte sich sein Interesse einem anderen Forschungskreise zugewandt, der ganz neue Methoden in Thätigkeit setzte: der chemischen und physikalischen Experimentalphysiologie der Pflanzen. Vom October 1874 bis zum Juli 1887 wurden der Berliner Akademie zwölf Mal Mittheilungen von den allmählich fortschreitenden „Untersuchungen über das Chlorophyll“ gemacht, deren Ergebnisse ausserdem noch an verschiedenen Orten, besonders ausführlich in den Jahrbüchern (Bd. XII, XIII, XIV, XVII) veröffentlicht worden, ohne jedoch eine abschliessende Zusammenfassung zu finden. Nur wer einen Einblick in die Pringsheim'schen Arbeitsprotokolle gewonnen, vermag zu ermessen, welche Summe der mühevollsten, mit minutiöser Peinlichkeit und Geduld durchgeführten Arbeit zu diesen Untersuchungen verwendet worden ist. Bei keiner seiner früheren Abhandlungen zeigen sich in höherem Grade die eigenthümlichen Vorzüge seines Geistes; die exacteste Beobachtung, das geschickteste Experiment, combinirt mit dem Bestreben, aus den speciellen Thatsachen durch scharfsinnige Deduction allgemeine Gesetze abzuleiten. Ein unbestrittenes Verdienst dieser Arbeiten ist es, dass dieselben durch eine einschneidende Kritik der herrschenden

Ansichten auf die Lücken hingewiesen haben, die in unserem Wissen über die allerwichtigsten Lebensthätigkeiten der Pflanzen und ihre Beziehungen zum Lichte noch bestehen, und dadurch Fragen wieder in Fluss gebracht zu haben, die man irrthümlich für erschöpft und abgeschlossen gehalten hatte. Einen reichen Gewinn haben unsere speciellen Kenntnisse von den optischen, den chemischen und den morphologischen Verhältnissen des Chlorophylls und vom Gaswechsel in den Pflanzen davongetragen. Besonders anziehend ist die historische Darstellung der allmählichen Entwickelung unseres Wissens auf diesem Gebiete, wie überhaupt die Pringsheim'schen Arbeiten durch eine vollständige Berücksichtigung auch der älteren Literatur und die gerecht abwägende Würdigung der Leistungen aller Vorgänger, auch der frühesten, sich auszeichnen und dadurch der jüngeren Generation, die oft den Anfang der wissenschaftlichen Botanik von der modernsten Zeit zu datiren geneigt ist, als Muster dienen können [1]).

Festgefugt erscheint auch der logische Aufbau der Pringsheim'schen Theorie. Auf eine Erklärung der seit länger als einem Jahrhundert feststehenden Thatsache, dass nur grüne Pflanzentheile im Lichte Kohlensäure zu assimiliren vermögen, verzichtet er, wie dieselbe ja auch von keiner bis jetzt aufgestellten Hypothese erklärt wird. Dass der Chlorophyllfarbstoff nicht durch seine physikalischen Eigenschaften, insbesondere durch Absorption gewisser Strahlen, dem Lichte erst die Fähigkeit verleiht, Kohlensäure zu zerlegen, schliesst Pringsheim daraus, dass ausserhalb der lebenden Zelle dem Farbstoff diese Fähigkeit abgeht. Nur zwei Fragen sind es, die zu beantworten Pringsheim sich zur Aufgabe stellt; die erste: Worin besteht die eigentliche Function des Chorophyllfarbstoffes? Bei Beantwortung derselben geht er von einer Voraussetzung aus, die ihm unbedingt alle Physiker und Chemiker, aber vielleicht nicht alle Physiologen zugeben werden, dass nämlich das Licht in den grünen Geweben lebender Pflanzen keine andere Arbeit leisten könne, als in der unlebendigen Natur, nämlich entweder ther-

1) Ein glänzendes Beispiel von Pringsheim's historischer Darstellungskunst giebt die von ihm 1887 in den Berichten der Deutsch. Botan. Gesellsch., V, S. IX veröffentlichte Biographie von „Boussingault als Pflanzenphysiologe".

mische oder chemische. Um die letztere in ihrer Reinheit zu erkennen, werden die thermischen Lichtwirkungen, die eine besondere Gruppe von Erscheinungen bilden, durch geeignete Versuchseinrichtung ausgeschlossen; alsdann wird constatirt, dass selbst das intensivste, durch grosse Sammellinsen concentrirte Sonnenlicht auf die Chlorophyllkörper keine schädigende Einwirkung übt, wenn dieselben sich in sauerstofffreiem Medium befinden, dass aber bei Gegenwart von Sauerstoff im concentrirten Licht die Chlorophyllkörper rasch zerstört, schliesslich auch das Protoplasma angegriffen wird; ganz besonders energisch wirken nach dieser Richtung die photochemischen blauen und violetten Strahlen des Sonnenspectrums. Demnach kann die photochemische Wirkung des Lichtes nur in einer vermehrten Sauerstoffaufnahme und Oxydation von Zellbestandtheilen, also in einer erhöhten Respiration bestehen; diese Processe werden mit der Intensität des Lichtes gesteigert. Da nun aber in der lebenden Pflanze selbst unter directer Besonnung jene zerstörenden Lichtwirkungen nicht eintreten, vielmehr Accumulation von Kohlenstoff zu Stande kommt, so zieht Pringsheim daraus den Schluss, dass der Chlorophyllfarbstoff, indem er die photochemischen Strahlen der Sonne auslöscht, die Energie der Respiration auf diejenige Grösse ermässigt, welche für die Erhaltung des Zellenlebens erforderlich ist, und sie unter die Energie der Assimilation herabsetzt. Indem der Chlorophyllfarbstoff gleich einem Schirm die photochemischen Strahlen des Sonnenlichtes abhält, die eine übermässige Verbrennung von Kohlenstoffverbindungen herbeiführen würden, vermag die Pflanze im Sonnenlichte einen Ueberschuss neuer Kohlenstoffverbindungen anzusammeln.

Die zweite Frage, die Pringsheim zu beantworten sich bemüht, schliesst sich hier unmittelbar an: Welches ist das primäre Assimilationsproduct? Nach seiner Ansicht entsprechen weder die Kohlenhydrate (Stärke oder Glycose), noch der Chorophyllfarbstoff, noch auch das Formaldehyd den theoretischen Anforderungen oder den erweislichen Thatsachen, welche sie als primäres Product der Kohlenstoffassimilation erscheinen lassen; viel wahrscheinlicher gelten ihm als solche die kohlenstoffreichen Kohlenwasserstoffe. Nun weist Pringsheim in den Chlorophyll-

körpern aller im Lichte assimilirenden Zellen ausnahmslos eine kohlenstoffreiche, krystallisirbare, farblose, ölartige Substanz nach, das Hypochlorin; sie erfüllt die Poren des schwammartigen Gerüsts der Chlorophyllkörper; der grüne Farbstoff ist mit ihr verbunden oder in ihr aufgelöst. In concentrirtem Lichte verschwindet das Hypochlorin fast augenblicklich, indem es mit grösster Lebhaftigkeit Sauerstoff aufnimmt; es ist offenbar der am leichtesten und frühesten durch die Respiration verbrannte Zellbestandtheil, während der grüne Farbstoff weit länger der oxydirenden Wirkung des Lichtes widersteht. Da nun aber selbst in den unter directer Besonnung einen ganzen Sommertag hindurch exponirten Chlorophyllkörpern stets Hypochlorin nachweisbar ist, so folgt daraus, dass dasselbe zwar durch die Respiration zerstört, gleichzeitig aber auch durch die Assimilation ununterbrochen neu gebildet werden muss; hieraus wird dann weiter gefolgert, dass das Hypochlorin mit grösster Wahrscheinlichkeit als das erste erkennbare Product der Assimilation anzusehen sei.

Pringsheim's Theorie entfernt sich soweit von den bisher geltenden Ansichten über das Chlorophyll, dass es nicht zu verwundern ist, wenn dieselbe nicht jene sofortige allgemeine Zustimmung fand, die seinen entwickelungsgeschichtlichen Arbeiten selbst da zu Theil wurde, wo sie den gesicherten Thatsachen vorauseilten. Es sind ihm deshalb selbst gehässige Angriffe nicht erspart geblieben, die er mit Würde abzuwehren wusste. Doch hat es ihm auch an Beistimmung von Seiten sachverständiger Fachgenossen nicht gefehlt; er selbst war fest davon überzeugt, dass die Zukunft seinen Untersuchungen allgemeine Anerkennung bringen würde.

Mit dem Jahre 1881 beginnen Pringsheim's Bemühungen, die Deutschen Botaniker zu einer Gesellschaft zu vereinigen, die in ähnlicher Weise die wissenschaftliche Arbeit der Gegenwart in sich concentriren sollte, wie dies den schon früher in Deutschland gegründeten Gesellschaften für die Chemie, die Geologie und andere Wissenschaften gelungen war. Eine Schwierigkeit bestand darin, dass der Sitz der neuen Gesellschaft naturgemäss Berlin sein sollte, wo die Freunde der Pflanzenkunde schon lange in dem Botanischen Verein für die Provinz Brandenburg

einen Mittelpunkt gefunden hatten, der rühmliche wissenschaftliche Leistungen aufweisen konnte. Doch gelang es der allgemeinen Verehrung, die Pringsheim genoss, und seinem versöhnenden Bemühen, alle Schwierigkeiten zu überwinden; unter seinem Vorsitz wurde durch eine vom 16.—19. September 1882 in Eisenach tagende constituirende Versammlung die Deutsche Botanische Gesellschaft begründet, die alsbald fast alle Botaniker Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz zu collegialischer Pflege der Wissenschaft verband und auch eine grosse Zahl von ausländischen Forschern unter ihre Mitglieder zu zählen die Ehre hat. In den Berichten ihrer Sitzungen, die am 26. Januar 1883 ihren Anfang nahmen, ist ein überaus reiches Material neuer Forschungen auf allen Gebieten der wissenschaftlichen Pflanzenkunde zu Tage gefördert worden, das der Gesellschaft eine allgemein anerkannte, ehrenvolle Stellung in der wissenschaftlichen Welt gesichert hat. Dass Pringsheim von der Begründung der Gesellschaft an bis zu seinem Tode alljährlich als Präsident derselben immer wiedergewäht wurde, war eine wohlverdiente Anerkennung der gewissenhaften und taktvollen Leitung, der er sich mit Aufopferung unterzog. Denn seine Gesundheit war in den letzten Jahren seines Lebens immer schwankender geworden. Den Winter 1877/78 hatte er wieder im Süden zubringen müssen; nach einigen schweren Leidenswochen, die er in Meran durchgemacht, war er nach Rom gegangen, dessen Klima ihm Genesung zu bringen schien; hier hatte er im Verkehr mit den dortigen Naturforschern, Castracane, Blaserna, Boll, Hugo Schiff, Moleschott und anderen, wieder einmal eine glückliche Zeit verlebt. Doch war die Besserung keine anhaltende; in Berlin kehrten die Asthmaanfälle wieder, und die Zeiten, wo er sich frei fühlte, wurden immer kürzer und seltener; jede Reise war ihm jetzt verleidet; die Generalversammlungen der Deutschen Botanischen Gesellschaft, die alljährlich gleichzeitig mit der Deutschen Naturforschergesellschaft tagte, und die er mit aufopfernder Pflichttreue niemals versäumte, waren fast die einzige Veranlassung, die ihn noch bestimmen konnte, Berlin für einige Tage zu verlassen und seine Arbeiten zu unterbrechen. Diese hatten sich jetzt einem neuen Forschungsgebiete zugewendet; er begann seit 1890 die

Erscheinungen der Osmose und die Bedingungen, unter denen sie eintreten, an Niederschlagsmembranen zu studiren, deren Bedeutung für die Theorie der Diffusion zuerst Moritz Traube erkannt hatte, und die dann von Pfeffer und de Vries nach neuen Methoden für osmotische Untersuchungen erfolgreich verwerthet worden waren. Pringsheim studirte die Entstehung und das Wachsthum von Niederschlagsmembran in Gelatine mit Hilfe eines sinnreichen, einfachen Apparates, den er als Kinetometer bezeichnete. Es war ihm nicht vergönnt, diese Untersuchung zu Ende zu führen; doch sind die Gesetze, die er aus seinen mit gewohnter Gründlichkeit angestellten Versuchen für das Flächen- wie für das Dickenwachsthum dieser Membranen ableitete, soweit sie sich in seinem Nachlass in druckfertiger Ausarbeitung vorfanden, noch nach seinem Tode von seinem Neffen, Privatdocent Dr. Ernst Pringsheim, in den Jahrbüchern 1895 veröffentlicht worden.

Der schwerste Schlag traf Pringsheim, als ihm am 12. Februar 1893 seine Gattin, mit der er 42 Jahre in glücklichster Ehe gelebt, in Folge eines Herzleidens entrissen wurde. Nun war sein Haus verödet, in welchem sie durch so lange Jahre die edelste Geselligkeit gepflegt hatte, in welchem neben den Vertretern der verschiedensten Wissenschaften auch fast alle Botaniker des In- und Auslandes gastfreundliche Aufnahme gefunden hatten. Denn von je her hatte Pringsheim seine liebste Erholung im geselligen Verkehr mit geistig hervorragenden Menschen, insbesondere mit Fachgenossen gefunden, den er durch Heiterkeit und Witz belebte. Wenn auch ein Jeder von ihm den Eindruck eines Mannes von hohem Geistesadel und ungewöhnlicher Bedeutung empfand, so wusste er doch durch seine Liebenswürdigkeit und Güte selbst jungen Anfängern herzliche Verehrung einzuflössen; solche, wenn er an ihnen Befähigung und ernstes Streben erkannt, zu fördern, gereichte ihm zur grössten Freude.

Jetzt vermochte der Vereinsamte nur durch die angestrengteste Arbeit sich aufrecht zu erhalten. Es war daher für ihn eine wahre Herzenserfrischung, dass die Deutsche Botanische Gesellschaft seinen siebenzigsten Geburtstag erwählt hatte, um ihrem Begründer und Präsidenten einen öffentlichen Ausdruck ihrer Ver-

ehrung und Dankbarkeit darzubringen. Pringsheim hatte zwar mit jener bescheidenen Zurückhaltung, die ihn sein ganzes Leben hindurch auszeichnete, zuerst jede Feier dieses Tages abgelehnt; doch konnte er sich der von seinen Freunden, Collegen und Schülern vorbereiteten Huldigung nicht entziehen. Am 29. November 1893 versammelte sich in seinem Hause eine überaus zahlreiche, auserlesene Gesellschaft, um ihm ihre Glückwünsche auszusprechen; viele Freunde waren zu diesem Zwecke aus der Ferne herbeigeeilt; im Namen der Deutschen Botanischen Gesellschaft überreichte der Vorstand ihm eine Adresse mit einem künstlerisch ausgeschmückten Album, zu dem 170 Mitglieder ihre Photographien beigesteuert hatten; auch der Botanische Verein der Mark Brandenburg, der naturwissenschaftliche Verein in Hamburg, die Schlesische Gesellschaft für vaterländische Cultur in Breslau überreichten ihrem Ehrenmitgliede Glückwunschadressen. Die bayerische Regierung verlieh ihm bei dieser Veranlassung den Maximiliansorden für Kunst und Wissenschaft; die preussische, die ihn 1888 zum Geheimen Regierungsrath ernannt hatte, den Rothen Adlerorden III. Klasse. Pringsheim selbst hob in seiner Erwiderung auf die Begrüssungen hervor, wie ihn die Feier vor Allem durch die Gewissheit beglücke, dass er noch Fühlung mit der jüngeren Generation behalten habe, die ihm, so lange er Universitätslehrer gewesen, so viel Glück, Befriedigung und Anregung gewährt hätte; „denn die Anerkennung der jüngeren Fachgenossen ist der beste Lohn für gethane Arbeit, weil sie uns überzeugt, dass ihre Wirkung noch fortdauert“.

Wer Pringsheim an jenen Festtagen sah, wo er die volle Frische seines Körpers und Geistes wiedererlangt zu haben schien, der konnte hoffen, dass ihm noch ein langer Lebensabend beschieden sei, der auch für die Wissenschaft noch manche werthvolle Frucht reifen würde. Leider sind diese Hoffnungen nicht in Erfüllung gegangen; denn schon am 6. October 1894 raffte ihn eine Lungenentzündung nach vierzehntägigem Krankenlager dahin, als er eben die Vorbereitungen zu einer Reise nach Wien getroffen hatte, um in gewohnter Weise den Vorsitz bei der Generalversammlung der Deutschen Botanischen Gesellschaft zu übernehmen. Noch kein Jahr war verflossen, als die näm-

liche Gesellschaft, die sich damals in seinem Hause mit ihren Glückwünschen eingefunden hatte, sich jetzt zum letzten Abschied um seine Bahre versammelte, wo Prediger Dr. Maiwald im Namen der Familie, Rudolf Virchow im Namen der Freunde des Hauses, Ferdinand Cohn im Namen der Fachgenossen, Wilhelm Pfeffer im Namen der Deutschen Botanischen Gesellschaft der allgemeinen Trauer warm empfundenen Ausdruck verliehen.

In Pringsheim ist ein Mann von uns geschieden, dessen Leben fast bis zur letzten Stunde in selbstloser Hingebung, wie selten eines, mit erfolgreicher Arbeit ausgefüllt und mit der Entwickelung der modernen Botanik auf das Innigste verknüpft war. Als er in seiner Dankrede bei dem ihm zu Ehren gegebenen Festmahle am 1. December 1893 pietätsvoll seiner Mitarbeiter gedachte, die gemeinsam mit ihm vor einem halben Jahrhundert den Neubau der wissenschaftlichen Botanik in Angriff genommen, die aber vor ihm dahingeschieden waren, als er an Mohl, Nägeli, Alexander Braun, Hofmeister, Schacht, Hanstein, Thuret, Tulasne, de Bary erinnerte, konnte er mit voller Berechtigung es aussprechen:

> „Die Geschichte ist mit ihrem verwischenden Griffel nicht über uns hinweggegangen; die Bausteine, die wir am Gebäude der Wissenschaft zusammengetragen, versieht sie mit dem Stempel unserer Arbeit!“

Ueber chemische Niederschläge in Gallerte.

Von

N. Pringsheim[1]).

Mit Tafel I und 4 Textfiguren.

In den Jahren 1890 bis 1892 habe ich eine Reihe von Untersuchungen über einen Vorgang angestellt, auf welchen ich bei osmotischen Studien gestossen war, und der mein Interesse deshalb erregte, weil es mir erschien, dass die genauere Verfolgung der Erscheinungen und der Bedingungen, unter denen sie eintreten, geeignet sein könnte, über den Gang der Diffusion in Salzlösungen und über die osmotischen Vorgänge bei Niederschlagsmembranen einen näheren und bequemeren Aufschluss zu geben. Der beobachtete Vorgang besteht in der Entstehung und dem Wachsthum von chemischen Niederschlägen in Gallerte, welche sich bilden, wenn sich in ihr zwei Salzlösungen begegnen, die miteinander einen Niederschlag geben können. Ich habe über meine Beobachtungen und Erfahrungen schon wiederholt in der Sitzung der Berliner Akademie (am 26. November 1891 und am 10. November 1892) berichtet, allein die Ergebnisse nur in engem Kreise und nicht allgemein bekannt gegeben, weil ich meine Untersuchungen noch erweitern und zum Abschluss bringen wollte.

Trotzdem dies bisher noch nicht in völlig befriedigender Weise geschehen ist, will ich meine bisherigen Erfahrungen hiermit nachstehend in Kürze mittheilen.

---

1) Für die vorliegende Arbeit hat sich im Nachlass des Verfassers ein Manuscript vorgefunden, welches weder zu Ende geführt noch in den vorhandenen Theilen vollkommen druckfertig war. Ich habe an dem Vorhandenen so wenig als möglich geändert und die zum Verständniss unumgänglichen Hinzufügungen so kurz wie möglich gehalten. In der Darstellung der Technik der Versuche hat mich der frühere Assistent des Verfassers, Herr Zander, mit dankenswerther Bereitwilligkeit unterstützt. E. Pringsheim, als Herausgeber.

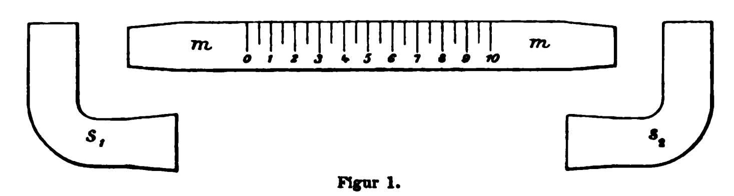
I. Entstehung und Wachsthum der Niederschläge in Gallerte.

Zur Erzeugung regelmässiger Resultate ist es nothwendig, Gallerte zu verwenden, welche von allen in Wasser löslichen Verunreinigungen gereinigt ist. Zu diesem Zwecke wurde eine genau abgewogene Menge käuflicher weisser Gelatine von etwa 15 g Gewicht ununterbrochen je 24 Stunden lang in je einem Liter destillirten Wassers ausgelaugt und das Wasser dann abgegossen. Während dieses Processes nimmt die Gelatine Wasser in sich auf; sie wurde nach dem Abgiessen des vierten Liters wieder gewogen und alsdann wurde soviel destillirtes Wasser zugesetzt, als am zwanzigfachen des Trockengewichtes der Gallerte noch fehlte. Um die gequollene Gallerte mit dem Wasser zu einer homogenen Masse zu vereinigen, wurde im Wasserbade bis 70° C. erwärmt und dann möglichst schnell filtrirt. Die erstarrte 5 procentige Gelatine wurde höchstens bis zu einem Alter von fünf Tagen für die Versuche verwandt.

Der einfachste Apparat, um die Niederschläge in der Gallerte zu erzeugen, ist eine cylindrische U-förmig gebogene Glasröhre. Solche Röhren, die ja in jedem chemischen Laboratorium zur Hand sind, genügen vollständig, um sich über die Erscheinungen im Allgemeinen zu orientiren. Füllt man den unteren gekrümmten Theil der Röhre mit der auf 35° C. erwärmten, flüssigen 5 procentigen Gelatine, so entsteht nach dem Erkalten und Gelatiniren derselben ein die beiden Schenkel abschliessender Gallertstopfen. In diesem lassen die Niederschläge sich leicht und in sehr regelmässiger Weise bilden, wenn man von zwei Lösungen, die miteinander einen Niederschlag geben — z. B. von Kupfersulfat und Ferrocyankalium oder von Silbernitrat und Chlorkalium —, die eine in den einen, die andere in den anderen Schenkel der U-Röhre eingiesst. Es treten dann von den beiden Schenkeln aus das Ferrocyankalium oder Chlorkalium von der einen, das Kupfersulfat oder Silbernitrat von der anderen Seite durch Diffusion in den Gallertpfropfen ein und dringen in ihm allmählich immer weiter vor, bis die beiden gegeneinander gerichteten Diffusionsströme sich begegnen und dort, wo sie in dem Gallertpfropfen aufeinander stossen, einen Niederschlag erzeugen.

Allein so anwendbar solche U-förmige Röhren auch sind, um sich eine Uebersicht über die Erscheinungen zu verschaffen, so ungeeignet sind sie doch, selbst wenn sie mit einer Scala versehen werden, zu einer zahlenmässigen Feststellung des Wachsthums der Niederschläge und der Geschwindigkeit der Diffusionsströme.

Ich habe die U-Röhren deshalb durch einen einfachen Apparat ersetzt, welcher den Erfordernissen einer exacten Messung genügt, und den ich mit dem Namen Kinetometer bezeichnen will. Dieser einfache Apparat (Fig. 1) ist eigentlich nichts anderes als eine U-förmige Röhre, welche in drei Theile — die beiden Schenkel s_1 und s_2 und das Mittelstück m — zerlegt ist. Dieses letztere ist ein cylindrisches, gerades Messrohr von etwa 12—18 mm innerem Durchmesser und 20 cm Länge,



Figur 1.

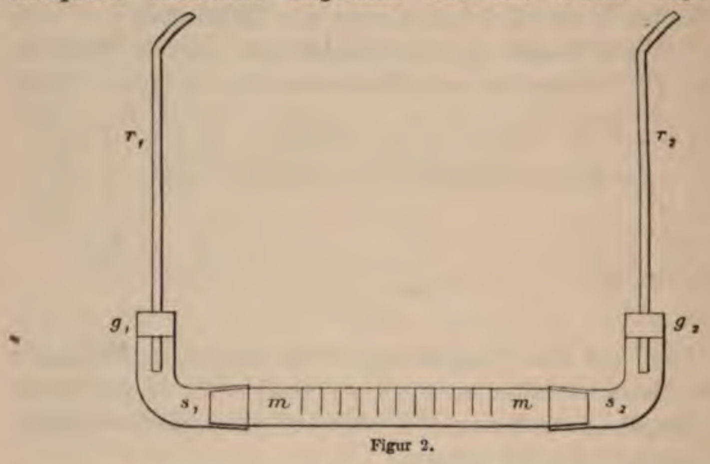
dessen Wand mit einer eingeätzten, 10 cm langen, in Millimeter getheilten Scala versehen ist, und an welches die beiden rechtwinkelig umgebogenen Schenkel s_1 und s_2 mit ihren aufgeschliffenen Enden angesetzt werden können.

Um das gefüllte Kinetometer auch in horizontaler oder geneigter Stellung, nicht nur in senkrechter Stellung zu gebrauchen, können die oben offenen Seitenarme desselben mit in der Mitte durchbohrten Gummipfropfen g_1 und g_2 (Fig. 2, S. 4) verschlossen werden, durch welche die beiderseitig offenen, an ihrem oberen Ende zweckmässig rechtwinkelig gekrümmten Glasrohre r_1 und r_2 eingeführt sind.

Zur Erzeugung der Niederschläge in dem zusammengestellten Apparate ist das gleiche Verfahren wie bei den U-Röhren einzuhalten, nur kann hier zur Bildung des Gallertpfropfens die heisse flüssige Gelatine nicht wie bei den U-Röhren durch die Seitenarme eingegossen werden, sondern der Gallertpfropfen, der hier nur einen Theil des Messrohres und zwar nur ein kurzes

Stück innerhalb der graduirten Mitte desselben einnehmen darf, muss hier in dem Messrohre noch vor der Zusammensetzung des Apparates, d. h. vor der Verbindung des Messrohres mit den Seitenarmen hergestellt werden. Um einen Gallertpfropfen zu erhalten, der genau in der Mitte des Messrohres liegt, eine bestimmte Grösse hat und bei dem die Menisken, die er rechts und links mit der Wand des Messrohres bildet, genau symmetrisch sind, wurde folgendes Verfahren angewendet.

Das Rohr wurde mit dem am Beginn der Scala liegenden, gut abgeschliffenen Ende auf einer ebenfalls gut abgeschliffenen Glasplatte senkrecht aufgestellt und mit Wachs abgedichtet.



Figur 2.

Dann wurde von der auf 35° C. erwärmten 5 procentigen Gelatine durch einen Scheidetrichter mit langem Rohr so viel in das Messrohr gegossen, dass z. B. bei einem verlangten Pfropfen von 15 mm Länge der Meniskus in der Mitte auf 57,5, bei einem Pfropfen von 30 mm der Meniskus auf 65 der Scala stand. Sodann wurde das Rohr des Trichters für einen Augenblick in die noch flüssige Gelatine getaucht und das Flüssigkeitsniveau dadurch etwas gehoben; auf diese Weise wurde das Rohr gleichmässig von der Gallerte benetzt und eine ringsherum gleichmässige Bildung des Meniskus beim Erkalten erzielt. Nachdem die Gallerte unter Ausschluss von Staub und Erschütterungen erstarrt war, nach frühestens sieben Stunden, wurde die Glasplatte abgenommen, das dem Rohre noch anhaftende Wachs

sauber entfernt und das Rohr mit dem gefüllten unteren Ende in eben dieselbe, auf 60—70° C. erhitzte Gelatine eingetaucht, und zwar wenn ein Pfropfen von 15 mm hergestellt werden sollte, bis 42,5 der Scala, bei einem 30 mm langen Pfropfen bis 35 u.s.w. Nach 1 bis höchstens $1\frac{1}{2}$ Minuten war die Gelatine in der Röhre gelöst, man liess die flüssige ablaufen und kehrte das Rohr schnell um, so dass die noch flüssige Gallerte oben einen gleichmässigen Meniskus bildete. Die dem Rohr noch aussen anhaftende Gelatine wurde mit einem Tuche schnell entfernt und das Rohr dann senkrecht aufgestellt. Frühestens sieben Stunden nach diesem „Abschmelzen“ wurden die Schenkel des Kinetometers auf das Messrohr aufgesetzt und der Apparat mit den zu untersuchenden Lösungen gefüllt.

Die Niederschläge, die im Gallertpfropfen entstehen, sind bei ihrer ersten Bildung fast immer äusserst dünn und wachsen langsam quer durch den Gallertpfropfen, bis sie eine selbstständige ihn durchquerende Scheidewand bilden. Dieser Vorgang gestaltet sich nothwendig in den U-Röhren und in dem Messrohr des Kinetometers wegen der abweichenden Form beider etwas verschieden. In den U-Röhren liegt der kürzeste Weg, den die beiden Diffusionsströme bis zu ihrer Begegnung in dem Gallertpfropfen zurückzulegen haben an der inneren Seite der Krümmung. Hier treffen sie sich zuerst, zuletzt an der entgegengesetzten äusseren Seite. Im Messrohre des Kinetometers liegt der kürzeste Weg der Diffusionsströme in der Achse des Gallertpfropfens, in der Verbindungslinie der tiefsten Stellen der beiden concaven Menisken, die der Pfropfen mit der Wand des Messrohres bildet, der weiteste Weg dagegen an der Peripherie des Gallertpfropfens. Dementsprechend bildet sich der junge Niederschlag in der U-Röhre zuerst an der inneren Seite der Krümmung und der Niederschlag wächst von hier langsam durch den Gallertpfropfen hindurch, bis er den äusseren Rand erreicht hat. In dem Messrohre dagegen entsteht der Niederschlag zuerst in der Mitte des Gallertpfropfens und wächst von hier nach der Peripherie. Die ältesten Theile der entstehenden Wand liegen daher bei der U-Röhre an der inneren Seite des Pfropfens dicht an der Glaswand an und adhäriren hier an der Wand mit einer gewissen Festigkeit, bevor die Niederschlagswand in ihrer Fläche

noch ganz fertig ist und den äusseren Rand erreicht hat. Wogegen im Messrohre, da hier die in der Mitte des Gallertpfropfens gelegenen Theile der Wand die ältesten, die an der Peripherie aber die jüngsten sind, der Niederschlag schon als eine dünne, senkrechte Scheibe in der Mitte des Gallertpfropfens besteht, bevor er noch bei seinem Wachsthum die Peripherie erreicht und durch die Adhäsion an der Glaswand eine feste Lage in der Gallerte gewonnen hat.

Ist der entstehende Niederschlag zu einer vollständigen, die Gallerte durchquerenden Scheidewand geworden, so werden die beiden Diffusionsströme durch diese getrennt, und das weitere Wachsthum des Niederschlages, d. h. seine Verdickung in der Richtung der Achse des Gallertpfropfens, muss nun nothwendig davon abhängig sein, in welcher Weise die beiden Diffusionsströme durch die Ebene des vorhandenen Niederschlages zu einander gelangen und miteinander in Berührung kommen können. Die Beantwortung dieser Frage entscheidet über die Permeabilität oder Impermeabilität des entstandenen Niederschlages für die eine oder für beide seiner Componenten, und ihre Beantwortung war eine der Aufgaben, die ich bei meinen Untersuchungen über das Wachsthum der Niederschläge im Auge hatte. Die Beobachtung zeigt nun, dass, obwohl der Niederschlag, den zwei Salze miteinander bilden, in verschiedenen Versuchen, die man mit diesen Salzen anstellt, bald nach der einen, bald nach der anderen Seite wachsen kann, er doch in jedem einzelnen Versuche nur nach einer Seite sich verbreitert, nie nach beiden Seiten zugleich. Sein Wachsthum ist daher, sofern sich die Umstände, die bei seiner Entstehung vorhanden waren, nicht ändern, in allen Fällen und ohne Ausnahme ein einseitiges. Ferner aber zeigt dasselbe noch ein anderes bemerkenswerthes Verhalten. Der einseitig wachsende Niederschlag kann nämlich sein Wachsthum schon unmittelbar oder ganz kurze Zeit, nachdem es begonnen hatte, beschliessen, oder er kann es ununterbrochen fortsetzen. Ich bezeichne die eine Art als begrenztes, die andere Art als unbegrenztes Wachsthum, und will ihr verschiedenes Verhalten in einem Beispiele bei der Bildung von Cu_2FeCy_6 aus $CuSO_4$ und K_4FeCy_6 näher ausführen. Der entstandene jugendliche Niederschlag von Cu_2FeCy_6, der eine den

Gallertpfropfen durchschneidende Querwand bildet, und wie gesagt, von dem Orte seines Entstehens in dem einen Falle nach rechts und in dem anderen nach links wachsen kann, verbreitet sich daher in dem einen Falle in die von $CuSO_4$, in dem anderen Falle in die von K_4FeCy_6 durchzogene Seite des Gallertpfropfens. Bei unbegrenztem Wachsthum schreitet er, immer mehr an Dicke zunehmend, in der betreffenden Seite der Gallerte ununterbrochen fort, bis in dieser und der daran anstossenden Lösung keine Spur von dem ursprünglich eingefüllten Salze mehr enthalten ist, also bis in dem einen Falle das eingefüllte $CuSO_4$, in dem anderen das K_4FeCy_6 völlig erschöpft ist. Er kann hierbei eine sehr bedeutende Dicke erreichen, welche ganz von der Länge des Pfropfens und der Menge der vorhandenen Lösung abhängt, schliesslich die ganze Seite der Gallerte, in die er eingetreten ist, erfüllen und sogar, wenn die Lösungen reichen, noch darüber hinaus in die Lösung ausserhalb der Gallerte hineinwachsen. Bei begrenztem Wachsthum dagegen hört der Niederschlag, wie bereits bemerkt, schon unmittelbar oder kurze Zeit nach seiner Entstehung zu wachsen auf. Der Niederschlag von Cu_2FeCy_6 erscheint alsdann als eine verhältnissmässig sehr dünne, scheibenförmige Schicht an der Stelle im Gallertpfropfen, wo er zuerst entstand, und er wächst nicht weiter, obwohl die Gallerte und die Lösungen auf beiden Seiten des Niederschlages keineswegs weder von $CuSO_4$ noch von K_4FeCy_6 erschöpft sind, sondern noch eine genügende Menge von diesen beiden Salzen enthalten, um einen Niederschlag von Cu_2FeCy_6 zu geben, also auch genug, um den vorhandenen Niederschlag zu verdicken.

Der wesentliche Unterschied zwischen den beiden Arten des Wachsthums liegt daher nicht sowohl in der verschiedenen Breitenausdehnung, welche der Niederschlag erfährt, sondern darin, dass das Wachsthum in dem einen Falle vor, in dem anderen Falle nach völliger Erschöpfung einer der beiden Lösungen, die den Niederschlag bilden, aufhört.

Wir müssen aber ferner, um den Vorgang des Wachsthums der Niederschläge zu verstehen, noch festzustellen suchen, an welcher Stelle am oder im Niederschlage bei seiner Verdickung die neuen Molecüle von den sich begegnenden Diffusionsströmen abgelagert werden. Hierüber könnte man sich verschiedene

Vorstellungen bilden. Die Beobachtung zeigt unmittelbar an, dass der Niederschlag sich nach der einen Seite verdickt, dies entscheidet aber an sich allein nicht über den Ort der Neubildung am Niederschlage.

Die neuen Molecüle, die den Niederschlag verdicken, könnten sich ja immer mitten zwischen den alten ablagern oder immer wieder von Neuem an derselben Stelle entstehen, wo die ersten entstanden, also dort in dem Gallertpfropfen, wo sich die Diffusionsströme zuerst getroffen haben und wo auch der Niederschlag zuerst als beginnende junge Wand in die Erscheinung trat. Die Verbreiterung könnte trotzdem nur nach der einen Seite erfolgen, wenn der Niederschlag gleichzeitig in der Richtung seiner Verbreiterung vorgeschoben würde. Endlich aber könnten die neuen Molecüle auch wirklich genau im Sinne der Verbreiterung nacheinander vorn am Niederschlage entstehen und sich ablagern. Hiernach wären die neuesten, jüngsten Lagen oder Schichten des Niederschlages, während er wächst, entweder in seiner Mitte oder an seinem vorderen oder hinteren Ende zu suchen, vorn und hinten im Sinne der Richtung seiner Verbreiterung genommen.

In der That findet nur das letztere statt und dieser Umstand ist für die Beurtheilung des Ganges der beiden Diffusionsströme durch den Niederschlag und ihrer Wirkungen aufeinander massgebend. Die Entscheidung hierüber ist nicht schwer zu treffen, wenn man die Unterschiede beachtet und benützt, die zwischen den physikalischen Eigenschaften junger und alter Niederschläge bestehen oder auch durch Lichtwirkungen in ihnen hervorgerufen werden können, so z. B. am schönsten und deutlichsten an den Niederschlägen der Silbersalze. Lässt man im Gallertpfropfen Niederschläge von $AgCl$ durch $AgNO_3$ und KCl entstehen, so sind diese beim Entstehen rein weiss und bleiben auch bei ihrer späteren Verdickung rein weiss, so lange der Apparat mit dem Niederschlage ausschliesslich im Finstern gehalten wird. Setzt man sie aber dem Lichte aus, so schwärzen sie sich nach und nach je nach der Dauer der Lichtwirkung mehr oder weniger vollständig. Wird nun der Apparat mit dem noch wachsenden Niederschlage von $AgCl$, nachdem sich derselbe im Lichte genügend geschwärzt hat, in's Finstere gebracht

und eine Zeit lang im Finstern gehalten, so zeigen die neuen, rein weissen, jüngsten Schichten des Niederschlages, die im Finstern entstanden sind, durch ihre Lage genau den Ort an, an welchem die neuen AgCl-Molecüle, die den Niederschlag verdicken, entstehen und sich ablagern. Diese neuen Schichten liegen aber immer vorn am Niederschlage, vorn im Sinne seiner Verbreiterung.

Aehnliches lässt sich auch noch in anderen Fällen wahrnehmen, so erscheint z. B. der Niederschlag von Cu_2FeCy_6, der aus $CuSO_4$ und K_4FeCy_6 entsteht, bei seiner Entstehung farblos und wird erst später bei seiner Verdickung braun. Es lässt sich dementsprechend auch wieder, wenn der Niederschlag nach der K_4FeCy_6-Seite wächst und so lange er wächst, deutlich eine helle, graue Platte erkennen und unterscheiden, die vorn auf dem Niederschlage aufliegt und demnach auch hier als jüngst gebildete Lage genau den Ort angiebt, wo die Neubildung erfolgt ist. Da die jungen Lagen des Niederschlages nun stets an seinem vorderen Ende liegen, so zeigt die Richtung seiner Verdickung in der That die Richtung seines Wachsthums an und hieraus folgt mit Evidenz, dass bei jeder eintretenden Verdickung des Niederschlages die eine Lösung durch den vorhandenen Niederschlag hindurch zu der anderen hinübertritt und auf der anderen Seite des Niederschlages bei der hier stattfindenden Berührung mit dem anderen Diffusionsstrome eine neue Lage von Niederschlagsmolecülen bildet, die sich als jüngste Schicht an die älteren Schichten des Niederschlages anlegt und ihn verdickt.

Die hier beschriebenen Erscheinungen treten nun, soweit meine bisherigen Untersuchungen reichen, bei allen Niederschlägen in gleicher Weise auf, nicht nur bei amorphen, quellenden und nicht quellenden, sondern auch bei krystallinischen.

Das Wachsthum der Niederschläge ist stets ein einseitiges. Es ist entweder begrenzt oder unbegrenzt, und die neuen Schichten des Niederschlages setzen sich immer vorn an demselben an.

Die Bedingungen des einseitigen Wachsthums, die seine Richtung nach der einen oder anderen Seite veranlassen und auch seine Dauer, ob er begrenzt oder unbegrenzt bleibt, be-

stimmen, liegen in den relativen Concentrationsverhältnissen der ursprünglich angewandten Lösungen, welche den Niederschlag hervorrufen. Die procentische Concentration lässt aber das Abhängigkeitsverhältniss zwischen Concentration und Wachsthum der Niederschläge nicht hervortreten. Durchsichtig dagegen wird dasselbe, wenn man die Lösungen nach ihren Molecular-Concentrationen miteinander vergleicht und das Verhältniss bestimmt, in welchem diese zu einander stehen. Ich habe deshalb die Concentrationen der Lösungen, mit denen ich die Niederschläge erzeugt habe, nach ihren Molecularverhältnissen angegeben und bin dabei von einer $^1/_{10}$-Normallösung ausgegangen, d. h. also von einer Lösung, die $^1/_{10}$ Grammolecül der betreffenden Substanz ($H = 1$) in einem Liter Wasser gelöst enthält[1]).

Hierdurch sind zugleich auch die procentischen Concentrationen meiner Lösungen bestimmt, da das Moleculargewicht der gelösten Substanzen durch 100 dividirt den procentischen Gehalt meiner Lösungseinheiten direct ergiebt. Wenn ich daher von zwei Lösungen, die ich zur Bildung eines Niederschlages benutze, z. B. von Kupfersulfat ($CuSO_4 + 5$ aq.) und Ferrocyankalium ($K_4FeCy_6 + 3$ aq.), angebe, dass sie im Molecularverhältniss 1 : 0,5 stehen, so drückt dies nicht nur allgemein das Verhältniss der Anzahl der Molecüle beider Lösungen aus, wonach in dem angegebenen Beispiel die Kupfersulfatlösung die doppelte Anzahl von Molecülen besitzt als die Ferrocyankaliumlösung, sondern es drückt zugleich aus, dass ich eine $^1/_{10}$-Normallösung von Kupfersulfat und eine halbe $^1/_{10}$-Normallösung von Ferrocyankalium angewandt habe, d. h. eine Lösung von 2,494 % Kupfersulfat und eine Lösung von 2,114 % Ferrocyankalium.

Ferner aber ist, wie sich aus meinen Versuchen ergeben hat, für die Richtung und das Wachsthum der Niederschläge neben der relativen Concentration der beiden angewandten Lösungen auch das bestimmte Molecularverhältniss massgebend,

---

1) Ich bemerke beiläufig, dass ich meine Lösungen aus möglichst gut umkrystallisirten Salzen von meinem Assistenten, Herrn Zander, herstellen liess, dass bei wasserhaltigen Krystallen der Wassergehalt derselben bei der Berechnung des Moleculargewichts in Rechnung gezogen und die Temperatur des Lösungswassers bei der Lösung berücksichtigt worden ist.

in welchem die beiden Lösungen bei der Bildung des Niederschlags verbraucht werden. So wird z. B. bei der Bildung eines Niederschlages von $AgCl$ aus $AgNO_3$ und KCl ein Molecül $AgNO_3$ auf ein Molecül KCl, dagegen bei der Bildung desselben Niederschlages aus $AgNO_3$ und $BaCl_2$ zwei Molecüle $AgNO_3$ auf ein Molecül $BaCl_2$ verbraucht. Dieses Verhältniss bestimmt nun den relativen Verbrauch und ist in Folge dessen von Einfluss auf den relativen Moleculargehalt der angewandten Lösungen in den Diffusionsströmen im Augenblicke, wenn und an der Stelle, wo diese in der Gallerte zusammentreffen; hierdurch gewinnt es gleichfalls einen Einfluss auf die Wachsthumserscheinungen der Niederschläge, der in der Beziehung zwischen Moleculargehalt der Lösungen und Wachsthum der Niederschläge berücksichtigt werden muss.

Um nun für die Wachsthumsabhängigkeit der Niederschläge von der molecularen Concentration der angewandten Lösungen und von ihrem relativen Gebrauch bei der Niederschlagsbildung einen kurzen und bequemen Ausdruck zu gewinnen, will ich äquiproportional concentrirte, d. h. in gleichem Verhältniss concentrirte, oder kurz äquiproportionale Lösungen solche nennen, die in ihrer relativen Concentration für die Bildung des Niederschlages, der aus ihnen entsteht, gerade gesättigt sind, bei welchen also bei der Bildung des Niederschlages weder in der einen noch in der anderen ein Rest von Molecülen zurückbleibt. In diesem Sinne sind daher bei solchen Salzen, wie $AgNO_3$ und KCl oder $Pb(NO_3)_2$ und K_2CrO_4, äquimoleculare Lösungen auch äquiproportional. Dagegen bei solchen Salzen, wie $AgNO_3$ und $BaCl_2$ oder $CuSO_4$ und K_4FeCy_6, sind äquiproportional solche Lösungen, die zu einander im Molecularverhältniss 2 : 1 stehen.

Um nun das Abhängigkeitsverhältniss des Wachsthums der Niederschläge von der relativen Molecularconcentration der Lösungen und von deren relativem Molecularverbrauch bei der Niederschlagsbildung festzustellen, habe ich eine grössere Reihe von Untersuchungen an je zwei Salzen mit Lösungen von verschiedenen Molecularverhältnissen, mit äquiproportionalen und nicht äquiproportionalen, angestellt und lasse hier vier solche Reihen in der zur Uebersicht ausreichenden Anzahl von Gliedern folgen.

Tabelle 1.

Molecularverhältniss			Wachsthumsrichtung	Das Wachsthum ist
KCl	:	$AgNO_3$	KCl $AgNO_3$	
0,25	:	1	←	
0,5	:	1	←	unbegrenzt
0,9	:	1	←	
1	:	**1**		
1,1	:	1	→	begrenzt
1,2	:	1	→	
1,5	:	1	→	unbegrenzt
2	:	1	→	
$BaCl_2$	:	$AgNO_3$	$BaCl_2$ $AgNO_3$	
0,25	:	1	←	unbegrenzt
0,5	:	**1**		begrenzt
0,6	:	1	→	
0,75	:	1	→	unbegrenzt
1	:	1	→	
K_4FeCy_6	:	$CuSO_4$	K_4FeCy_6 $CuSO_4$	
0,25	:	1	←	unbegrenzt
0,3	:	1	←	
0,5	:	**1**	→	begrenzt
1	:	1	→	
2	:	1	→	
5	:	1	→	unbegrenzt
$K_2Cr_2O_7$	:	$Pb(C_2H_3O_2)_2$	$K_2Cr_2O_7$ $Pb(C_2H_3O_2)_2$	
0,25	:	1	←	unbegrenzt
0,5	:	**1**	←	begrenzt
0,66	:	1	→	unbegrenzt
1	:	1	→	

Bei der Betrachtung schon dieser vier Reihen springt die Beziehung des Molecularverhältnisses der Lösungen zur Richtung und zum Wachsthum der Niederschläge sofort in die Augen.

Die Richtung des Wachsthums wird, wenn wir äquiproportionale Lösungen zunächst mit Bezug auf die Niederschlagsbildung als molecular gleichwerthige bezeichnen wollen, von der molecular mehrwerthigen Lösung bestimmt.

Der molecular mehrwerthige Diffusionsstrom geht durch den Niederschlag zu dem molecular minderwerthigen über.

Die gleichwerthigen äquiproportionalen Lösungen selbst, die in den obigen Reihen durch fette Ziffern hervorgehoben sind, bezeichnen die Grenze und den Uebergang zwischen den beiden möglichen Wachsthumsrichtungen der Niederschläge. In Wirklichkeit gehören ihre eigenen Niederschläge bald der einen, bald der anderen Wachsthumsrichtung an, je nachdem sie in dem Versuche, der grade vorliegt, worüber später mehr, nicht im strengen Sinn als äquiproportional und gleichwerthig gelten können, sondern in dieser Beziehung mehr oder weniger von einander abweichen. Die Wachsthumsrichtung, die ihre Niederschläge einschlagen, bezeichnet zugleich den Sinn ihrer Abweichung.

Was nun die Dauer des Wachsthums der Niederschläge betrifft, so tritt deren Abhängigkeit von dem Molecularverhältniss der Lösungen in den obigen Reihen gleichfalls hervor. Allein das Gesetz dieser Abhängigkeit lässt sich hier nicht so scharf formuliren als bei der Wachsthumsrichtung; dennoch aber ist der Sinn derselben vollkommen klar. Es zeigt sich nämlich, dass dann, wenn die Diffusionsströme, die sich in der Gallerte begegnen, in ihrem Molecularverhältniss bedeutend von einander abweichen, immer Niederschläge von unbegrenztem Wachsthum entstehen, wenn sie dagegen in ihrem Molecularverhältniss mehr miteinander übereinstimmen, also bei äquiproportionalen Lösungen und bei solchen, die von diesem Verhältniss nicht weit abweichen, entstehen stets Niederschläge mit begrenztem Wachsthum. Wie weit hierbei die molecularen Differenzen der Lösungen steigen können, um noch Niederschläge mit begrenztem Wachsthum zu geben, zeigt sich für verschiedene Salze sehr verschieden, und meine Versuche lassen hierüber noch keine allgemeine Regel erkennen. So geben z. B. bei $CuSO_4$ und $K_4 FeCy_6$ alle Lösungen in den Verhältnissen von 0,3 $K_4 FeCy_6$: 1 $CuSO_4$ bis 2 K_4FeCy_6 : 1 $CuSO_4$ Niederschläge von begrenztem, alle Verhältnisse darüber und darunter Niederschläge mit unbegrenztem Wachsthum.

Bei $AgNO_3$ und KCl geben nur die Lösungen im Verhältniss von 1 KCl : 1 $AgNO_3$ bis 1,2 KCl : 1 $AgNO_3$ Niederschläge

mit begrenztem Wachsthum. alle anderen Verhältnisse geben Niederschläge mit unbegrenztem Wachsthum. Bei anderen Salzen können die Molecular-Differenzen der Lösungen. bei welchen noch Niederschläge mit begrenztem Wachsthum entstehen. sehr weit gehen. So geben bei Versuchen mit $ZnSO_4$ und K_4 $FeCy_6$ alle Lösungen im Molecularverhältniss von 2 $ZnSO_4$: 1 K_4 $FeCy_6$ bis 6 $ZnSO_4$: 1 K_4 $FeCy_6$ und darüber noch Niederschläge von begrenztem Wachsthum.

Es lässt sich daher allgemein über die Abhängigkeit der Dauer des Wachsthums der Niederschläge von der Molecular-Concentration nur Folgendes aussagen:

Bei geringer Molecular-Differenz der Diffusionsströme entstehen Niederschläge mit begrenztem, bei grösserer Molecular-Differenz Niederschläge mit unbegrenztem Wachsthum.

Soweit reichen meine Beobachtungen über das Wachsthum der Niederschläge und die Erfahrungssätze, die ich über die Abhängigkeit desselben von dem Moleculargehalt der angewandten Lösungen gewonnen habe. Versucht man sich ein Bild der molecularen Vorgänge zu machen, die bei dem Zusammentreffen der Diffusionsströme eintreten, so gelangt man allerdings zu Folgerungen, die nicht weit von den Thatsachen, die die Beobachtung zeigt, abweichen, -allein immerhin doch nicht alle beobachteten Erscheinungen verständlich machen. Nichtsdestoweniger will ich darauf eingehen. Die Zergliederung der Wachsthumserscheinungen auch nach dieser Seite hin kann wenigstens dazu beitragen, die hier vorhandenen Schwierigkeiten zu beleuchten und wird weitere Thatsachen hervortreten lassen, die für das Verständniss der Diffusion von Nutzen sein können.

Wir haben es in den vorliegenden Versuchen mit zwei gegen einander gerichteten Diffusionsströmen zweier Lösungen zu thun, die sich in der Gallerte mit der ihrer Concentration und der vorhandenen Temperatur entsprechenden Geschwindigkeit fortbewegen, sich endlich in einer Querschnittsebene der Gallerte treffen und hier einen Niederschlag bilden. Dieser setzt dem ungestörten Fortgange beider Ströme ein Hinderniss und einen Widerstand entgegen. Die in ihm abgelagerten Molecüle stören den Strom, wie Steine, die in einem Strombette liegen, er muss

ihnen ausweichen oder sie zur Seite schieben. Zunächst wird der Niederschlag daher nur so wirken, als ob der Querschnitt des Diffusionsstromes sich verringert hätte. Je dicker und je dichter der Niederschlag wird, desto auffallender muss diese Wirkung hervortreten, und dies lässt sich am wachsenden Niederschlage auch unmittelbar zahlenmässig nachweisen. Um mit Dicke und Dichte gleich bestimmtere Begriffe bezüglich der Struktur der Niederschläge zu verbinden, die ich später brauchen werde, will ich mir den Niederschlag schematisch so vorstellen, als ob er aus einer Anzahl in bestimmten Entfernungen aufeinanderfolgender Lagen von einzelnen Molecülen bestände. Für seine Dicke ist dann die Zahl und Entfernung dieser Lagen, für seine Dichte die Entfernung der Lagen von einander und die Anhäufung der Molecüle in jeder einzelnen Lage massgebend. Denken wir uns nun auch in den sich entgegenkommenden Diffusionsströmen die Molecüle in getrennten Schichten oder Querschnitten von bestimmter Entfernung angeordnet, die nacheinander mit den den Diffusionsströmen zugehörenden Geschwindigkeiten in der Gallerte vorschreiten, so sind die weiteren Vorgänge ausser von den Concentrationen auch von den Diffusionsgeschwindigkeiten der beiden Lösungen abhängig.

Wir wollen zunächst den Fall betrachten, dass beide Lösungen gleiche Diffusionsgeschwindigkeit besitzen, dann darf man wohl annehmen, dass jeder dieser Querschnitte, die sich in der Gallerte bewegen, eine der Concentration der angewandten Lösungen proportionale Anzahl von Molecülen besitzt. Treffen sich die ersten Querschnitte beider Diffusionsströme, so wird es selbstverständlich von der Anzahl ihrer Salz-Molecüle abhängen, ob sämmtliche Molecüle beider Querschnitte bei der Bildung des Niederschlages verbraucht werden, oder ob in dem einen ein Rest von unverbrauchten Molecülen zurückbleibt, der seinen Weg sogleich fortsetzen kann. Das erstere kann nur bei äquiproportionalen Lösungen der Fall sein und das ist offenbar die wesentliche Ursache der Erscheinung, dass gerade die äquiproportionalen Lösungen an der Grenze stehen zwischen den verschiedenen Wachsthumsrichtungen des Niederschlages. Geht man nun von äquiproportionalen Lösungen aus, so werden die ersten Querschnitte beider Diffusionsströme, die sich in der Gallerte treffen,

genau die nothwendige Anzahl von Molecülen besitzen, um einen Niederschlag unter vollständigem chemischen Umsatze miteinander zu bilden. Das heisst, es wird nach Bildung des Niederschlages weder in dem einen noch in dem anderen der sich treffenden Querschnitte ein Rest von noch unzersetzten Molecülen der angewandten Lösungen zurückbleiben. Da nun, wie vorausgesetzt, die beiden Diffusionsströme gleiche Geschwindigkeit besitzen, so werden auch die zweiten nachfolgenden Querschnitte sich in derselben Ebene des Gallertpfropfens treffen, in welcher die ersten sich trafen und hier unter gleichen Bedingungen einen Niederschlag miteinander bilden. Das Gleiche gilt von den dritten und vierten und allen folgenden Querschnitten beider Ströme. Kurz, man sieht, wenn die einander zugekehrten Diffusionsströme äquiproportional sind und auch gleiche Geschwindigkeit besitzen, das heisst also, wenn sie in jeder Beziehung molecular gleichwerthig erscheinen, dann müssen die Niederschläge unmessbar dünn bleiben und können sich gar nicht verdicken. Denn sämmtliche Molecüle des Niederschlages werden in ein und derselben Ebene im Gallertpfropfen abgelagert, in derjenigen, in welcher sich die Diffusionsströme zuerst begegnet haben.

So, wenn die angewandten Lösungen gleichwerthig sind. Besteht aber irgend eine Ungleichwerthigkeit zwischen den beiden Diffusionsströmen, z. B. in ihrer relativen Molecular-Concentration oder ihrer Diffusionsgeschwindigkeit, dann wird der Niederschlag nicht mehr in derselben, sondern in verschiedenen aufeinanderfolgenden und von einander mehr oder weniger entfernten Querschnittsebenen des Gallertpfropfens abgelagert. Nehmen wir z. B. an, dass die beiden Lösungen gleiche Geschwindigkeit besitzen, aber nicht äquiproportional sind, die eine daher mehr Molecüle enthält, als zur Sättigung der anderen bei der Niederschlagsbildung nothwendig sind, so gilt dies wieder nach unserer vorigen Brtrachtungsweise auch für jeden der aufeinanderfolgenden Querschnitte der beiden Diffusionsströme. Wenn daher die ersten Querschnitte derselben sich in der Gallerte treffen, so bleiben nach Bildung des entstehenden Niederschlages die überschüssigen Molecüle der mehrwerthigen Lösung unzersetzt in der Niederschlagsebene zurück, setzen aber natürlich ihren Weg in der Gallerte ungehindert und ohne Unter-

brechung, wenn auch vielleicht abgelenkt, fort und müssen daher den folgenden oder bei grosser Differenz der Molecülanzahl die folgenden Querschnitte des ihnen entgegenkommenden minderwerthigen Diffusionsstromes nothwendig auf derjenigen Seite des bereits entstandenen Niederschlages treffen, welche dem minderwerthigen Diffusionsstrome zugekehrt ist. Dies gilt wieder ebenso für die zweiten und für alle folgenden Querschnitte. Diese können die Querschnitte der minderwerthigen Lösung immer erst dann treffen, wenn sie selbst bereits alle Lagen des schon vorhandenen Niederschlages passirt haben und auf deren andere Seite übergetreten sind.

Aehnliches gilt wenn die Ungleichheit der Diffusionsströme durch eine verschiedene Geschwindigkeit bedingt wird. Auch in diesem Falle wird ja, wenn die sich begegnenden Querschnitte der beiden Lösungen äquivalente Mengen von Molecülen enthalten, der geschwindere Strom dem langsameren stets voraneilen und die späteren Querschnitte werden sich daher immer erst dann begegnen, wenn der geschwindere Strom den vorhandenen Niederschlag bereits passirt hat und auf dessen andere Seite übergetreten ist.

Alles dies ist leicht einzusehen und lässt sich unschwer geometrisch construiren. Lässt man daher die obige Betrachtungsweise über den molecularen Vorgang der Niederschlagsbildung gelten, so führt schon die Betrachtung der räumlichen Ablagerung der Niederschläge zu dem Resultate, welches meine Versuche thatsächlich ergeben haben, dass bei jeder molecularen Ungleichwerthigkeit der Lösungen immer nur solche Niederschläge entstehen können, die einseitig wachsen, sich e i n s e i t i g auf der Seite des minderwerthigen Stromes verdicken und nur für den mehrwerthigen Strom permeabel sind.

Aber auch die äquiproportionalen Lösungen, die in den Versuchen zur Verwendung kommen, und die wir bisher immer als gleichwerthig vorausgesetzt und angesehen haben, können sich doch nicht wesentlich anders verhalten, wie ungleichwerthige Lösungen. Denn Lösungen von äquiproportionaler Concentration im strengen Sinne des Wortes kommen bei den Versuchen gar nicht vor, weil sie kaum oder gar nicht herstellbar sind, und auch diese würden nicht gleichwerthig sein, weil sie hinsichtlich

ihrer Diffusionsgeschwindigkeit, die ja bei der Niederschlagsbildung gleichfalls in Betracht kommt, grosse Unterschiede aufweisen[1]). Es liegen daher wirklich in den Versuchen stets ungleichwerthige Lösungen vor.

Daher entstehen auch in den Versuchen mit Lösungen, die man möglichst äquiproportional hergestellt hat, niemals Niederschläge von unmessbarer Dünne, sondern solche, die sich mehr oder weniger, wenn auch in der Regel nur schwach verdicken und durch die Richtung, welche sie bei ihrem schwachen Wachsthum einhalten, schon zeigen, auf welcher Seite die überwiegende Lösung sich befindet.

Es hat sich aber bei meinen Versuchen ferner noch die auffallende Thatsache ergeben, dass die Dauer des Wachsthums der Niederschläge in gewissen Fällen eine nur kurz begrenzte ist. Die Ursache dieser Erscheinung, welche die Impermeabilität der Niederschläge für beide Lösungen nachweist, ist aus den bisher besprochenen Vorstellungen und Thatsachen nicht erkennbar. Man sollte meinen, dass bei jeder gegebenen Ungleichwerthigkeit der Diffusionsströme, in der That also in allen Versuchen, die man anstellt, die entstehenden Niederschläge stets in dem von mir definirten Sinne unbegrenzt, d. h. bis zur chemischen Erschöpfung der minderwerthigen Lösung wachsen müssten und dass ein Unterschied zwischen ihnen nur hinsichtlich der Geschwindigkeit ihres Wachsthums bestehen könnte. Hier tritt daher eine Schwierigkeit in dem Verständniss der sichtbaren Erscheinungen hervor, die darauf hinweist, dass noch andere als die bisher besprochenen Bedingungen bei dem Wachsthum der Niederschläge von Einfluss sind.

Vergleicht man die Niederschläge mit begrenztem und unbegrenztem Wachsthum genauer, so stellt sich schon äusserlich ein Unterschied zwischen ihnen heraus. Die mit begrenztem Wachsthum erreichen zwar nicht die Dicke der anderen, aber sie sind dichter als diese und werden schon bei ihrer Entstehung dichter angelegt. Meine oben zusammengefassten Versuche haben die Abhängigkeit des begrenzten und unbegrenzten Wachsthums von dem relativen Moleculargehalt der Lösungen

---

1) Siehe Tabelle 2, p. 36.

erwiesen. Niederschläge von unbegrenztem Wachsthum entstehen bei weitgehender, solche mit begrenztem Wachsthum bei minder weitgehender Moleculardifferenz der Lösungen. Diese ausgesprochene Verschiedenheit in den Bedingungen ihrer Entstehung muss allerdings auch eine Verschiedenheit in ihrer physikalischen Beschaffenheit zur Folge haben, wenn man von den schon mehrfach benutzten Anschauungen über die Ablagerung der Niederschlagsmolecüle beim Zusammentreffen der Diffusionsströme ausgeht. Bei jeder bestehenden Differenz der Lösungen werden ja, wie bereits wiederholt dargelegt, die Niederschlagsmolecüle nicht in ein und derselben, sondern in vielen aufeinander folgenden Ebenen abgelagert. Hierauf beruht das Wachsthum aller Niederschläge, der mit begrenztem ebenso, wie der mit unbegrenztem Wachsthum. Allein die Entfernung dieser Ebenen von einander und die Zahl der in jeder Ebene abgelagerten Molecüle ist nicht gleich, sondern hängt von der Grösse der Moleculardifferenz der angewandten Lösungen und der Differenz der Diffusionsgeschwindigkeiten ab. Es ist leicht einzusehen, dass die Dichte der Niederschläge bei gleicher Diffusionsgeschwindigkeit beider Lösungen desto geringer sein muss, je grösser die Differenz im Moleculargehalt ist, bei äquiproportionalen Lösungen aber desto geringer, je mehr ihre Diffusionsgeschwindigkeiten von einander abweichen. Daraus folgt aber, dass die Niederschläge mit begrenztem Wachsthum schon bei ihrer Entstehung in näher von einander abstehenden Lagen, also dichter angelegt werden, als die mit unbegrenztem Wachsthum.

Dass sie auch wirklich dichter sind, zeigt schon ihr äusseres Ansehen, es lässt sich aber auch leicht constatiren, wenn man sie, sei es nun in der Gallerte, in der sie entstanden, oder beiderseitig von dieser herausgelöst und von ihr getrennt, einer genaueren Untersuchung auf den Grad ihrer Cohäsion unterwirft. Sie besitzen einen grösseren Zusammenhalt ihrer Theile, der nachweisbar auf einer grösseren Annäherung derselben beruht, als die oft ungemein dicken Niederschläge, die durch unbegrenztes Wachsthum entstehen. Dies giebt sich dadurch zu erkennen, dass die Niederschläge von begrenztem Wachsthum bei Erwärmung in Wasser von hoher Temperatur sich nicht verändern und ihren Zusammenhalt nicht verlieren, während die dicken

Niederschläge, die von unbegrenztem Wachsthum, schon bei niederer Temperatur im Wasser zerfallen, und zwar deshalb, weil die noch zwischen ihren Theilen befindliche Gallerte sich in dem warmen Wasser auflöst. Dieser Unterschied bildet wenigstens die grosse Regel. Man kann Niederschläge von begrenztem Wachsthum sogar lange Zeit in dem Wasser sieden lassen, ohne dass sie ihren Zusammenhang aufgeben, während die mit unbegrenztem Wachsthum meist sogleich, wenn das Wasser die Temperatur erreicht, bei welcher die Gallerte flüssig wird, etwa 36—40° C., rasch in Pulver zerfallen. Das heisst aber nichts anderes, als dass in den letzteren noch bedeutende Mengen von Gallerte zwischen den Molecülen eingelagert sein müssen, während die Niederschläge mit begrenztem Wachsthum wenig oder vielleicht gar keine Gallerte mehr eingelagert enthalten. Offenbar hängt daher das begrenzte Wachsthum der Niederschläge und ihre Impermeabilität mit ihrer dichten Beschaffenheit zusammen und man darf schliessen, dass die Niederschläge mit begrenztem Wachsthum ihr weiteres Wachsthum schon vor chemischer Erschöpfung der Lösungen deshalb beschliessen und impermeabel werden, weil ihre zunehmende Dichte schliesslich den Durchgang des Diffusionsstromes mechanisch verhindert.

Wie kommt nun aber in diesen Niederschlägen diese bedeutende Dichte zu Stande, die bis zur völligen oder nahezu völligen Verdrängung der Gallerte, in welche der Niederschlag eingelagert wurde, sich steigern kann? In der gesetzmässigen ursprünglichen Anlage der Niederschläge ist dies, wie aus allem hervorgeht, keineswegs begründet. Das Wachsthum der Niederschläge bei ihrer Verdickung erfolgt, wie ich nachgewiesen habe, stets nur an dem einen, dem vorderen Ende derselben, und die räumliche Ablagerung der Molecüle in aufeinander folgenden Lagen mit grösserem oder geringerem Abstande kann sich, solange die Lösungen chemisch nicht erschöpft sind, unbegrenzt fortsetzen. Sollte man aber auch diese räumlichen Anschauungen über das Wachsthum der Niederschläge, die ich hier vertrete, nicht gelten lassen, so liegt doch der directe Beweis für die der ursprünglichen Anlage nach vorhandene Permeabilität auch der Niederschläge mit begrenztem Wachsthum in der unzweifelhaften That-

sache, die sich überall constatiren lässt, dass auch die dünnsten und die dichtesten dieser Niederschläge eine Zeit lang in die Dicke wachsen und permeabel sind, bevor sie ihr Wachsthum sistiren und impermeabel werden. Der Diffusionsstrom findet daher auch bei ihnen in der ersten Zeit seinen Weg zwischen den Niederschlagsmolecülen einer Querschnittsebene der Gallerte hindurch in die nächstfolgende, und erst später kann der Diffusionsstrom nicht mehr durch den Niederschlag hindurch, dieser ist impermeabel geworden. Es muss demnach offenbar noch ein Moment hinzutreten, welches nachträglich und allmählich auf die Verdichtung der abgelagerten und noch permeabelen Niederschläge hinwirkt. Dies Moment liegt nun, wie ich finde, in einem von den Diffusionsströmen beiderseits auf den Niederschlag ausgeübten Druck. Nimmt man einen solchen Druck, den ich hier zunächst als Diffusionsdruck bezeichnen will, in den Diffusionsströmen an, so erklärt sich die auffallende Erscheinung des begrenzten Wachsthums der Niederschläge in der einfachsten Weise durch die beiderseitige Compression, welche dieselben von den Diffusionsströmen erfahren. Der Druck, unter welchem sie stehen, ist das Moment, welches die bei ihrem Ursprunge dort vorhandene zwischengelagerte Gallerte verdrängt und ihre Dichte bis zur völligen Impermeabilität steigern kann.

Wie man sieht, drängt schon die Thatsache des begrenzten Wachsthums der Niederschläge, das auffallende Aufhören ihrer Verdickung, obgleich die chemischen Bedingungen der Niederschlagsbildung noch in beiden Lösungen nachweisbar vorhanden sind, zu der Annahme, dass in den fortschreitenden Diffusionsströmen in der Gallerte schon ein besonderer der Diffusionsbewegung selbst eigenthümlich angehörender Druck vorhanden ist, der bei der Gestaltung der Niederschläge mitwirkt.

Und in der That erlauben auch in vielen Fällen die Gestaltungsvorgänge, welche die jungen, neugebildeten Lagen des wachsenden Niederschlages während ihrer weiteren Umbildung erfahren, eine Compression der Niederschläge wahrzunehmen. Sie entstehen sichtlich als lose Aggregate von festen Niederschlagselementen, die einen nur locker zusammenhängenden, durch die zwischengelagerte Gallerte vielfach unterbrochenen Complex bilden und werden erst nach und nach unter der Einwirkung

der Compression messbar compakter und dichter, bis sie sich endlich zu einer solideren, enger zusammenhängenden Niederschlagsscheibe gestalten. Hier sieht man schon fast unmittelbar die Wirkung der Compression von beiden Seiten vor Augen.

In noch viel unzweideutigerer und auffallenderer Weise werden die Druckwirkungen in den Diffusionsströmen an Verschiebungen, Wanderungen, Wölbungen und Dehnungen der Niederschläge erkennbar. Diese unmittelbar mechanischen Wirkungen machen sich auf beiden Seiten des Niederschlages geltend und zeigen hierdurch, dass ihre Ursachen auf beiden Seiten bestehen. Die Erscheinungen, die hierdurch an den Niederschlägen hervorgerufen werden, machen je nach der Ausbildung der Niederschläge und dem Grade ihrer Adhäsion an der Glaswand des Apparates einen etwas verschiedenen Eindruck. An dünneren Niederschlägen mit begrenztem Wachsthum sieht man in vielen Fällen, bald mehr, bald weniger ausgesprochen, besonders deutlich, wenn sie zu wachsen aufgehört haben, Wölbungen eintreten, die nach der Seite der minderwerthigen Lösung gerichtet sind. Wie eine Blase, die einen offenen Cylinder schliesst, sich nach aussen dehnt, wenn im Innern des Cylinders ein hoher Druck entsteht, so werden die Niederschläge, die hier bei dem begrenzten Wachsthum ja gewöhnlich nur dünne Blätter vorstellen, nach der Seite des minderen Druckes gewölbt. Hiermit ist zugleich eine Dehnung des Niederschlages verbunden, wodurch derselbe in seiner Fläche stellenweise verdünnt wird. Die verdünnten Stellen durchziehen, wie ein rinnenartiges Netzwerk die Fläche. Dauert der Versuch länger, so kann es an der ganzen Peripherie des Niederschlages zum Losreissen von der Glaswand kommen, und der vorhandene Druck schiebt nun den Niederschlag von seiner ursprünglichen Ansatzstelle bald mehr, bald weniger weit in die Gallerte der anderen Seite, die dem Strome mit geringerem Drucke angehört, hinein. Bei dicken Niederschlägen, die dem Druck einen grossen Widerstand entgegensetzen, treten diese Wirkungen gewöhnlich nicht ein, sondern die Druckwirkungen machen sich hier in etwas anderer Weise geltend. Der Niederschlag wird auf der Seite des höheren Druckes mehr oder weniger tief muldenförmig ausgehöhlt, aber es kann auch hier dazu kommen, dass der Niederschlag von der Glaswand losreisst

und ein Stück weit in der Gallerte vorgeschoben wird und dass die Lösung, die den starken Druck ausübt, zwischen die Gallerte, die den Niederschlag enthält, eindringt, die Gallerte seitlich comprimirt und sich in den entstehenden Zwischenraum ergiesst. Die hier geschilderten Erscheinungen, Wölbungen, muldenförmige Aushöhlungen, Durchbrüche, sind als so deutliche Einwirkungen eines auf den Niederschlag einseitig ausgeübten Druckes zu erkennen, dass über ihre Auffassung kein Zweifel stattfinden kann. Sie haben das Gemeinsame, dass der Druck, der sie bewirkt, immer auf derselben Seite des Niederschlages, auf der Seite der mehrwerthigen Lösung liegt, sie erfolgen immer in der Richtung des Wachsthums der Niederschläge. Man kann die Richtung des Wachsthums und auch die Richtung, in welcher jene mechanischen Wirkungen sich äussern, willkürlich hervorrufen, wenn man diesen Lösungen die passenden relativen Molecularconcentrationen giebt. Hiernach scheinen sie eine directe Beziehung zu dem Moleculargehalt der mehrwerthigen Lösung zu verrathen und man könnte ihre Entstehung auf einen Diffusionsdruck in der mehrwerthigen Lösung zurückführen, der wie beim osmotischen Druck, im Sinne von van 'tHoff, einen directen mechanischen Druck auf die Niederschläge ausübt.

Die reinen Diffusions-Vorgänge, wie sie in meinen Versuchen im Anfange unzweifelhaft bestehen, gehen nämlich später mit der Ausbildung des Niederschlages, namentlich wenn dieser für beide Salze impermeabel[1]) geworden ist, in einen osmotischen

1) Ob die Scheidewand permeabel ist oder impermeabel, darauf kommt es eigentlich nicht an, da auch bei permeablen Scheidewänden ein osmotischer Vorgang eintritt, sondern es kommt ganz allein darauf an, dass die Bewegung der Salze an der Wand gehemmt ist, was nach meinen Versuchen auch bei permeabler Wand der Fall sein kann. Das ist auch klar, wenn man bedenkt, dass ein wachsender, aber für die eine Lösung permeabler Niederschlag sich im Effect gar nicht von einem impermeablen unterscheidet. Auch bei diesen Niederschlägen dringt ja die mehrwerthige Lösung gar nicht über den Niederschlag hinaus, solange noch auf der anderen Seite desselben ein Rest der anderen Lösung vorhanden ist, sondern sobald sie die Grenze des Niederschlages erreicht hat, wird sie chemisch umgesetzt und trägt nur zur Verbreiterung des Niederschlages bei. Es tritt also, solange der Niederschlag wächst und für die kräftigere Lösung noch permeabel ist, von beiden Lösungen nichts von der einen Seite auf die andere über. Wir haben es hier aber auch noch mit einer Wasserbewegung von der einen nach der anderen Seite zu thun und können constatiren, dass die Wasserbewegung immer

Vorgang über. Dies giebt sich schon dadurch zu erkennen, dass die Flüssigkeit aus dem einen Schenkel durch den Niederschlag, der die beiden Lösungen scheidet, hindurch in den anderen Schenkel übergeht und dort zu einem höheren Niveau ansteigt. So kann, wenn der Versuch viele Wochen dauert, das gesammte Lösungswasser der Flüssigkeit aus dem einen in den anderen Schenkel übergeführt werden. Man kann daher mit vollem Recht mindestens die extreme Druckwirkung, die an alten und fertigen Niederschlägen zur Beobachtung gelangt, auf den Druck zurückführen, welchen das durch Osmose einströmende und sich zwischen Gallerte und Niederschlag ansammelnde Wasser ausübt. Allein hierbei bleibt immer noch die Frage nach der Ursache dieser Wasserbewegung, wie bei jedem osmotischen Vorgange, offen und die Annahme ist nicht ausgeschlossen, dass die Bewegung durch einen Druck hervorgerufen wird, der schon vor der beginnenden Osmose auf derjenigen Seite des Niederschlages besteht, von welcher das Wasser kommt. Mit anderen Worten, es ist nicht ausgeschlossen, dass die Erscheinung, die man als osmotischen Druck bezeichnet, nur die resultirende Wirkung der Druckkräfte zweier Diffusionsströme ist, die sich, wie bei meinen Versuchen in der Gallerte, einander entgegenbewegen.

Hierfür sprechen auch Erscheinungen an jugendlichen, noch in der Bildung begriffenen Niederschlägen, die noch gar keine völlig abschliessende Wand zwischen den Diffusionsströmen bilden und bei welchen daher füglich von einem osmotischen Vorgang nicht die Rede sein kann. Gerade diese Erscheinungen sind deshalb vielleicht die ausgesprochensten Beweise für eine durch reine Diffusionsvorgänge hervorgerufene Druckwirkung und verdienen schon deshalb besondere Beachtung. Ihre Kenntniss ist aber ausserdem noch für jede präcise Bestimmung der Diffusionsgeschwindigkeit der Lösungen mit Hilfe der Niederschlagsmethode,

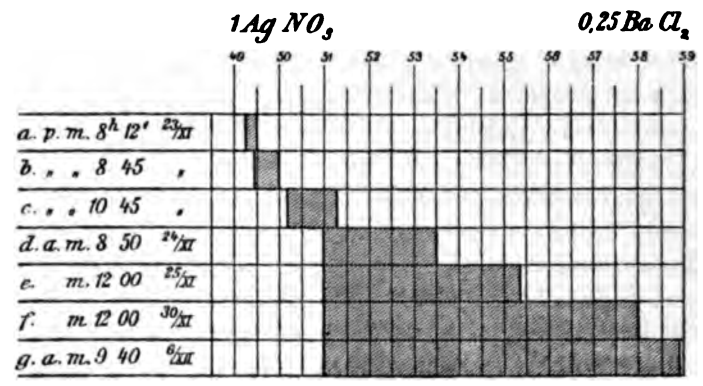
---

gerichtet ist von der molecular minderwerthigen zu der molecular mehrwerthigen Salzlösung. Es geht daraus hervor, dass die Beschaffenheit der entstehenden Wand zwischen den Strömen nur das Verhältniss der Salzbewegungen zwischen den beiden Lösungen regelt. Für die Wasserbewegung bleibt der Niederschlag unter allen Umständen permeabel und diese befolgt immer, auch wenn der Niederschlag noch nicht fertig ist, die Richtung von der minderwerthigen zur mehrwerthigen Lösung.

die ich im zweiten Abschnitte dieses Aufsatzes behandeln werde, massgebend und unerlässlich. In den U-Röhren können diese Erscheinungen, welche in Wanderungen des jungen Niederschlages bestehen, nicht beobachtet werden, weil der Niederschlag — worauf ich schon früher aufmerksam gemacht habe — sich hier an der Peripherie des Gallertpfropfens zu bilden beginnt und daher schon bei seiner Entstehung an der Glaswand adhärirt, und dann auch, weil sie überhaupt keine präcise Messung zulassen. Im Messrohr des Kinetometers dagegen, in welchem der Niederschlag im Centrum des Gallertpfropfens zuerst auftritt, und von da nach der Peripherie fortschreitet, stellt der Niederschlag in den ersten Stadien seiner Entstehung eine frei in der Gallerte auftretende Scheibe dar, die noch keinen festen Anhalt an der Glaswand gewonnen hat. Bestimmt man nun die Lage des Niederschlages im Gallertpfropfen vermittelst der Scala des Kinetometers in aufeinanderfolgenden Zeiträumen, unmittelbar nach seiner Entstehung, so wird man die höchst auffallende Thatsache bemerken, dass der Niederschlag nicht dort, wo er entstand, unverrückt stehen bleibt, sondern seinen ersten Entstehungsort verlässt, und in einer ganz bestimmten Richtung langsam fortgeschoben wird. Dies dauert aber nur solange, bis der Niederschlag sich an der Glaswand angesetzt und hier einen festen Stützpunkt gewonnen hat. Die Richtung dieser Verschiebung zeigt aber, wie ich gleich bemerke, keine durchsichtige Beziehung zum relativen Moleculargehalt oder der Diffussionsgeschwindigkeit der beiden Salze, die den Niederschlag erzeugen.

Das Auftreten, die Richtung und die Dauer dieser Verschiebung muss hier noch eingehender beschrieben werden und soll zugleich durch einige Abbildungen veranschaulicht werden. Die Fig. 3 (S. 26) stellt in ihren untereinander stehenden Querzonen die verschiedenen Lagen eines und desselben Niederschlages von $AgCl$ in den beistehenden aufeinanderfolgenden Zeiten nach seiner Entstehung in sechsfacher Vergrösserung dar. Der Niederschlag war durch $AgNO_3$ und $BaCl_2$ erzeugt. Die respectiven Lagen der beiden Lösungen, $BaCl_2$ rechts, $AgNO_3$ links, sowie der relative Moleculargehalt derselben, 1 $AgNO_3$: 0,25 $BaCl_2$ sind in der Figur vermerkt. Da in diesem Falle 1 $AgNO_3$ und 0,5 $BaCl_2$ äquiproportional sind, so war hier die Silberlösung

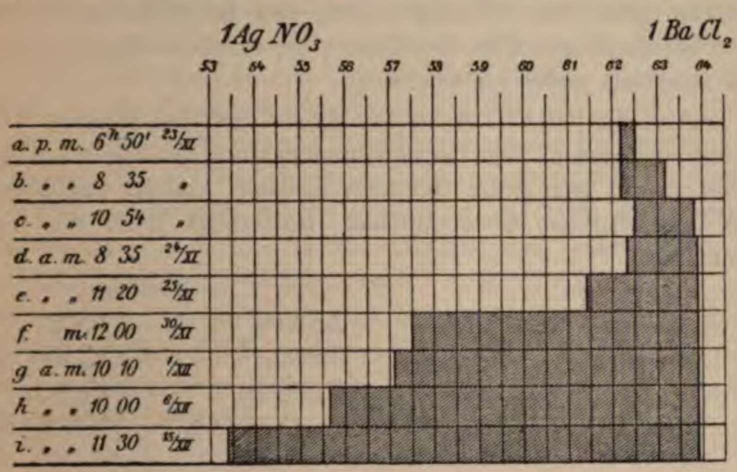
die mehrwerthige Lösung und der Niederschlag musste in der Richtung $AgNO_3 \longrightarrow BaCl_2$ sich verdicken. Wie es die links an der Figur für die einzelnen Querzonen angegebenen Beobachtungszeiten zeigen, entstand der Niederschlag zuerst bei 49,25 der Scala und zeigte bereits bei der ersten Beobachtung (Querzone *a*) eine Dicke von 0,25 mm. Wie es die folgenden Beobachtungen (die Querzonen *b*, *c* und *d*) zeigen, war der Niederschlag in den folgenden Beobachtungszeiten nach und nach immer weiter in der Richtung nach dem $BaCl_2$ vorgerückt. Nach 35 Minuten (*b*) um 0,2 mm, nach 2 Stunden 35 Minuten (*c*) um 1 mm und nach 12 Stunden (*d*) um 1,75 mm. Er hatte



Figur 3.

jetzt den Theilstrich 51 erreicht und sich zugleich, wie es dem relativen Moleculargehalt der beiden Lösungen, die ihn bildeten, entsprach, bedeutend an seinem dem $BaCl_2$ zugekehrten Ende verdickt. In dieser Stellung hatte er aber auch eine fixe Lage erreicht. Von jetzt an rückte er nicht mehr weiter vor, sondern nahm nur an den darauffolgenden Tagen (*e*, *f*, *g*) immer mehr an seinem vorderen Ende an Dicke zu. Die Verschiebung erfolgte selbstverständlich in der Richtung des höheren Druckes. Dieser liegt daher auf der Seite des Silbers. Hier fielen demnach Verschiebungs- und Wachsthumsrichtung zusammen. Dies war aber nicht mehr der Fall bei einem relativen Concentrationsverhältniss der beiden Lösungen, bei welchen das $BaCl_2$ molecular überwog, und der Niederschlag demnach auf der Silberseite

wachsen musste. Die Figur 4 veranschaulicht einen derartigen Fall. Das relative Molecularverhältniss der beiden Lösungen war hier 1 $AgNO_3$: 1 $BaCl_2$. Die entsprechende Lage der Lösungen ist hier wieder, wie im ersten Falle, $AgNO_3$ links, $BaCl_2$ rechts. Bei der ersten Beobachtung (Zone *a*) hatte der Niederschlag schon eine Breite von 0,33 mm. Er lag zwischen 62,17 und 62,5, in den folgenden Beobachtungszeiten (*b*, *c*, *d*) war der Niederschlag wiederum nach und nach bis 63,8 gerückt. Er war daher während dieser Zeit — $13^3/_4$ Stunden — im Ganzen um 1,3 mm vorgerückt. Er hatte sich während



Figur 4.

dieser Zeit schon, wie man sieht, bedeutend verdickt, aber entsprechend dem relativen Moleculargehalt der Silber- und Barytlösungen in diesem Falle auf der Seite der Silberlösung. Von nun an behielt er seine Lage unverändert bei, und nur die Verdickung auf der Seite der Silberlösung ging in den folgenden Tagen schrittweise vor (*e*, *f*, *g*, *h*, *i*). Hier fallen also Wachsthumsrichtung des Niederschlages und Verschiebungsrichtung desselben nicht mehr zusammen, sondern sind einander entgegengesetzt. In allen solchen Fällen sieht es auf den ersten Blick so aus, als ob der Niederschlag seine Wachsthumsrichtung geändert hätte und erst nach der einen, dann nach der anderen Seite gewachsen wäre. Dies ist aber nicht der Fall, sondern

die scheinbare Umkehrung der Wachsthumsrichtung wird nur dadurch hervorgerufen, dass der Niederschlag in der ersten Zeit nicht bloss in der gesetzmässigen Richtung wächst, sondern zugleich in der entgegengesetzten Richtung vorgeschoben wird und die Verschiebung das Wachsthum räumlich überwiegt.

Die Verschiebung des Niederschlages erfolgt, wie man sieht, in beiden angeführten Fällen in derselben Richtung, immer in der Richtung vom Silbersalze nach dem Barytsalze. Bei allen relativen Concentrationen, die ich angewandt habe, habe ich immer dasselbe gefunden: Der Niederschlag wird bei seiner Entstehung immer vom Silbersalze nach dem Barytsalze geschoben, auch bei denjenigen Concentrationen, bei welchen, wie in Figur 4, das Barytsalz molecular überwiegt.

Ganz das Gleiche habe ich ferner auch bei anderen Salzlösungen gefunden. Die Verschiebungsrichtung des Niederschlages bleibt für je zwei Salze durchaus constant und ist unabhängig von der relativen Concentration. So erfolgt z. B. die Verschiebung

für			in Richtung	
$AgNO_3$	und	KCl	$AgNO_3$	$\longrightarrow KCl$
$CuSO_4$	„	K_4FeCy_6	$CuSO_4$	$\longrightarrow K_4FeCy_6$
K_4FeCy_6	„	$ZnSO_4$	K_4FeCy_6	$\longrightarrow ZnSO_4$
$Pb(C_2H_3O_2)_2$	„	$K_2Cr_2O_7$	$Pb(C_2H_3O_2)_2$	$\longrightarrow K_2Cr_2O_7$.

Soviel steht demnach fest und das geht schon aus den oben eingehender behandelten Fällen für $AgNO_3$ und $BaCl_2$ hervor: eine Abhängigkeit der Richtung dieser Verschiebungen von dem relativen Moleculargehalt der beiden Lösungen besteht nicht.

Ebensowenig lassen sich Beziehungen der Verschiebungsrichtung etwa zu der Diffusionsgeschwindigkeit oder dem Moleculargewicht der Salze erkennen, und meine Versuche sind noch nicht umfassend genug, um eine Abhängigkeit der Erscheinungen von anderen physikalischen oder chemischen Eigenschaften der Salze abzuleiten.

Es liegt nahe daran zu denken, dass hier gar keine eigentliche Verschiebung des Niederschlages in der Gallerte stattfindet, sondern dass die Lagenänderung des Niederschlages vielmehr

auf Quellungserscheinungen — Expansion oder Contraction — der Gallerte unter dem Einfluss der sie berührenden und in sie eindringenden Lösungen beruhe. Diese Vermuthung ist aber leicht zu widerlegen. Allerdings finden unter dem Einfluss der Salze, je nachdem bald Expansionen, bald Contractionen der Gallerte statt und diese sind, da hier immer verschiedene und verschieden concentrirte Lösungen auf die beiden Seiten der Gallerte einwirken, auch fast immer ungleich, aber die Aenderungen, welche die beiden Hälften der Gallerte hierdurch erleiden, sind besonders in der ersten Zeit, also gerade dann, wenn die beobachteten Wanderungen des jungen Niederschlages eintreten, sehr gering und lassen sich ausserdem sehr genau bestimmen. So änderte sich z. B. in drei Versuchen mit $CuSO_4$ und K_4FeCy_6 bei denen die Concentrationen in den Verhältnissen von a) 2 : 1, b) 1,7 : 1, c) 1,5 : 1 standen, die Gesammtlänge des Gallertpfropfens (etwa 40 mm) in den vier ersten Tagen um a) 0,25, b) 0,17, c) 0,33 mm und zwar dehnte sich die von K_4FeCy_6 durchzogene Gallerte aus um a) 0,41, b) 0,42, c) 0,41 mm, während sich die mit $CuSO_4$ getränkte Gallerte um a) 0,16, b) 0,25, c) 0,08 mm zusammenzog. Es ist klar, dass die Expansion der einen Seite wie ein Druck nach der anderen Seite, die Contraction wie ein Zug nach derselben Seite wirkt. Daher hätte in Folge der Quellung in diesem Falle nur eine Verschiebung des Niederschlages mit der Gallerte in Richtung von $K_4FeCy_6 \longrightarrow CuSO_4$ stattfinden können, während in Wirklichkeit eine Verschiebung in der entgegengesetzten Richtung stattfand.

Uebrigens kann man den Einwand der Quellung direct dadurch widerlegen, dass man bei der Herstellung des Gallertpfropfens in seinem Inneren an verschiedenen Stellen kleine Marken aus eingelagerten farbigen Punkten anbringt. Zu diesem Zwecke stellt man zunächst einen ganz dünnen Pfropfen her, färbt nach dem Erkalten einen Punkt seiner Oberfläche, giesst dann neue flüssige Gelatine darauf, färbt wieder einen Punkt der erstarrten Oberfläche und so fort, bis man im Ganzen etwa vier Marken im Innern des Pfropfens hat. Es zeigt sich nun, dass diese Marken ihre Lage und Gestalt im Messrohr unverändert beibehalten, und dass der Niederschlag sich gegen die Marke verschiebt. Dies ist der directe Beweis dafür, dass die

Wanderungen der jungen Niederschläge nicht durch Quellungsvorgänge der Gelatine hervorgerufen werden, sondern dass sich die Niederschläge thatsächlich in der Gallerte verschieben.

Noch gelangt ausserdem bei meinen Diffusionsversuchen in Gallerte eine Reihe anderer Erscheinungen zur Beobachtung, die ich hier garnicht erwähnt habe, die aber namentlich vom chemischen Gesichtspunkte aus eine eingehende Behandlung verdienen würden [1]). Ich übergehe dieselben hier, weil sie, wie ich glaube, mit den mich hier vorwiegend beschäftigenden Vorgängen der Diffusion und Osmose nicht in unmittelbarem Zusammenhange stehen, gehe vielmehr sogleich zu den Folgerungen über, welche sich aus meinen Beobachtungen für die Untersuchungsmethoden des osmotischen Druckes ergeben.

Die Frage der Permeabilität und Impermeabilität der osmotischen Scheidewände ist, seitdem der Entdecker der impermeablen Membranen, M. Traube, auf die Bedeutung der impermeablen Scheidewände für die Osmose hingewiesen und den Nachweis einer einseitigen Osmose geführt hat, vielfach discutirt worden. Das Verhältniss wurde jedoch stets so dargestellt, als ob es chemische Niederschläge gäbe, die permeabel sind, (darunter verstand man solche, die Salze und Wasser durchlassen) und andere chemische Niederschläge, die impermeabel sind (darunter verstand man solche, die nur Wasser und nicht Salze durchlassen). Nach meinen vorliegenden Untersuchungen ist aber diese Unterscheidung nicht haltbar. Die Permeabilität der Niederschläge hängt nicht von ihrer chemischen Natur ab [2]), sondern von den Umständen, unter denen sie entstehen und wie ich nachgewiesen habe, von der relativen Concentration der beiden Salze, die den Niederschlag bilden. Niederschläge von Cu_2FeCy_6, die am häufigsten als sogenannte impermeable Scheidewände benutzt worden sind, können sich bezüglich der Permeabilität sehr verschieden verhalten. Sie können für jedes der beiden Salze,

1) So entstehen in manchen Fällen, z. B. bei K_4FeCy_6 und $CuSO_4$, $HgCl_2$ und KJ, $HgCl_2$ und K_4FeCy_6 etc., nicht ein, sondern zwei getrennte Niederschläge, welche vielleicht auf Dissociationserscheinungen zurückzuführen sind. D. H.

2) Ich will jedoch hier nicht unerwähnt lassen, dass in gewissen Fällen die Niederschläge derselben Salze je nach der Verschiedenheit der Richtung ihrer Verdickung auch chemische Verschiedenheiten zeigen.

aus denen sie gebildet werden, oder nur für eines derselben, oder endlich für keines der beiden permeabel sein. Dies hängt nicht von einer chemischen Verschiedenheit, sondern ganz allein von der relativen Concentration der beiden Salze ab. Ueberwiegt das $CuSO_4$ molecular, so ist der Niederschlag nur für $CuSO_4$, überwiegt K_4FeCy_6, so ist er nur für K_4FeCy_6 permeabel. Sind beide Muttersalze molecular wenig von einander verschieden, so ist der Niederschlag impermeabel für beide. Auch in den Versuchen mit Thonzellen hätten die Beobachter, welche ihre osmotischen Untersuchungen nach der Methode von Pfeffer anstellten, den Uebergang der Salze durch die Scheidewand aus Cu_2FeCy_6 wahrgenommen, wenn sie mit Concentrationen von $CuSO_4$ und K_4FeCy_6 gearbeitet hätten, die von einander weiter verschieden waren, als die von Pfeffer gewählten Concentrationen von 3% $CuSO_4$ und 3% K_4FeCy_6, die etwa im Molecularverhältniss 1,55 : 1 standen und deshalb nach meiner früheren Darstellung zu einem impermeablen Niederschlag mit begrenztem Wachsthum führen konnten. Es sind nun ferner in dieser Beziehung, wiederum, wie ich sagen muss, mit der Beschränkung, soweit meine Untersuchungen bisher reichen, die chemischen Niederschläge durchaus nicht verschieden. Krystallinische und amorphe verhalten sich gleich. Die Permeabilität oder Impermeabilität hängt nur von der Concentration der Lösungen ab, die man zur Bildung der Niederschläge anwendet, auch bei den krystallinischen Niederschlägen, bei welchen man oft die einzelnen Krystalle, aus welchen der Niederschlag besteht, isolirt von einander in der Gallerte beobachten kann.

Wenn ich hier von Permeabilität und Impermeabilität gesprochen habe, so gilt dies zunächst allerdings nur für die Salze, die den Niederschlag bilden. Es kann fraglich erscheinen, in wie weit man berechtigt ist, dieses Verhältniss auf andere Salzlösungen zu übertragen, wenn man die gewonnenen Niederschläge als osmotische Scheidewände für andere Salzlösungen verwendet. Ich zweifle allerdings nicht, dass diese Uebertragung erlaubt ist. Schon in den Versuchen in Gallerte, wie ich sie hier beschrieben habe, wird dies für die Salze augenscheinlich, die als Nebenproducte bei der Niederschlagsbildung entstehen. Doch sind meine directen Versuche hierüber noch nicht beendet. Ich darf

es daher vorläufig nur als eine durch meine Versuche wahrscheinlich gemachte Hypothese aussprechen, dass diejenigen Niederschläge, die in Folge ihrer Entstehung für ihre eigenen Salzbildner impermeabel geworden sind, auch andere Salze nicht durchlassen. Was die Durchlässigkeit der für Salze impermeabel gewordenen Niederschläge für Wasser betrifft, so brauche ich bloss auf die Beobachtung über das Eintreten der osmotischen Vorgänge bei den Versuchen in Gallerte, S. 23, hinzuweisen. Sie zeigen mit Evidenz, dass die Niederschläge in der Gallerte noch Wasser durchlassen, nachdem sie längst aufgehört haben für Salze permeabel zu sein.

Hieraus folgt, dass die nach meiner Methode in Gallerte erzeugten Niederschläge für osmotische Zwecke und namentlich für die Bestimmung des osmotischen Druckes ebenso gut, wie etwa die in Thonzellen erzeugten verwendbar sind, und zwar mit viel grösserer Bequemlichkeit und Sicherheit als diese. Ueberdies erlauben sie einen viel weiteren Spielraum bezüglich der Wahl der Scheidewände, wenn man die besprochenen Verhältnisse, unter welchen die Niederschläge impermeabel werden, nicht ausser Acht lässt.

Es ist aber ferner auch möglich, die in Gallerte gewonnenen Niederschläge auch von dieser befreit als osmotische Scheidewände zu benutzen und zwar in dem Apparat selbst, also beispielsweise in der U-Röhre, in der sie entstanden sind. Man hat nur nöthig, sie beiderseits von der Gallerte, in der sie noch stecken, zu befreien, oder vielmehr diese von dem Niederschlag loszulösen, ohne dass dieser seine feste Adhäsion an der Glaswand des Apparates aufgiebt. Dies gelingt in vielen Fällen mit dicken und dünnen Niederschlägen leicht, wenn man den Apparat mit der Gallerte und dem Niederschlage erwärmt, also etwa in warmes Wasser bringt. Die Gallerte zu beiden Seiten des Niederschlages wird bei einer Temperatur von 36—40° leicht flüssig, während der Niederschlag widersteht und meist auch an der Glaswand festsitzen bleibt, wie ich dies schon bei der Besprechung der Dichte der Niederschläge, S. 19, angegeben habe. Man kann die Gallerte beiderseits abgiessen, den Apparat ausspülen und dann mit dem vorhandenen und stehen gebliebenen Niederschlage als ein leicht zu behandelndes Osmometer für be-

liebige Salze u. s. w. benutzen. Diese Anordnung osmotischer Druckversuche besitzt vor der gebräuchlichen viele Vorzüge. Ich bin mit der Anwendung der U-förmigen Apparate nach dieser Richtung noch beschäftigt.

II. Bestimmung der Diffusionsgeschwindigkeit von Lösungen in Gallerte.

Schon bei meinen ersten Versuchen über das Wachsthum der Niederschläge noch in den U-Röhren fiel mir die ungemeine Regelmässigkeit auf, mit welcher die beiden Lösungen, die den Niederschlag hervorrufen, von den beiden Enden des Gallertpfropfens aus in diesen eindringen und bis zur Bildung des Niederschlages vorschreiten. Die gleichbleibende Proportionalität der Weglängen, die sie in gleichen Zeiträumen zurücklegen, und das constante Verhältniss, welches sich schliesslich für je zwei Lösungen zwischen den Entfernungen des Niederschlages von den Enden des Gallertpfropfens schon bei der blossen Betrachtung auch ohne jede Messung sichtlich herausstellt, kann garnicht übersehen werden. Die günstigen Bedingungen, die hier für eine Messung der Bewegungen vorliegen, regten daher schon beim Beginn meiner Untersuchungen in mir den Gedanken an, den Vorgang der Niederschlagsbildung nicht nur zur Erforschung des Wachsthums der Niederschläge, sondern auch zur Bestimmung der Diffusionsgeschwindigkeit der Lösungen zu verwerthen. Die Bewegung der Flüssigkeiten in Gallerte ist ja seit Graham bis auf die neueste Zeit, wenn auch unter Einhaltung anderer Methoden zur Bestimmung der Diffusionsgrösse benutzt worden, und die fast übereinstimmenden Befunde der Beobachter gestatten wohl die Annahme, dass die in Wasser löslichen Substanzen sich in der Gallerte gerade so bewegen, wie in reinem Wasser. Die Methoden, die man bei den betreffenden Untersuchungen in Gallerte anwendete, erscheinen nur als Abänderungen der Methode, die schon Graham benutzte. Man suchte die Mengen der gelösten Substanzen, die in gewissen Zeiträumen in das Lösungsmittel und in verschiedene Höhen desselben eintraten, dem Gewichte nach zu bestimmen, nebenbei gingen Beobachtungen

über die Geschwindigkeit der Verbreitung farbiger Substanzen im Lösungsmittel. Die Methode, die ich hier auszubilden versuche, beruht darauf, mit Hülfe des entstehenden Niederschlages die Entfernungen im Gallertpfropfen zu messen, welche die verschiedenen Lösungen in gleichen Zeiträumen zurücklegen. Es handelt sich dabei wesentlich um Längenbestimmungen in der Gallerte und zwar um Messung der Abstände des entstehenden Niederschlages von den beiden Enden des Gallertpfropfens. Wie ich bei der nachträglichen Durchmusterung der Literatur gefunden habe, hat übrigens auch de Vries[1]) in einem Aufsatze, in welchem er die Brauchbarkeit der Gallerte für Vorlesungsversuche über Diffusion hervorheben will, darauf hingewiesen, dass es vielleicht möglich wäre, die Niederschlagsbildung von Salzen in der Gallerte zur Bestimmung der Diffusionsgrösse zu verwerthen. Er scheint auch Versuche in dieser Richtung, vermuthlich mit Agar-Agar und in langen Röhren, angestellt zu haben. Er giebt aber über dieselben nichts Näheres an, augenscheinlich, weil sie zu keinem befriedigenden Resultate geführt haben. Bedenkt man nun, dass die Gallerte ein quellender Körper ist, und dass ein Gallertcylinder unter dem Einfluss des Wassers und der verschiedenen Salze in sehr verschiedener Weise sein Volumen und namentlich die Configuration seiner Endflächen ändert, so erscheint es allerdings von vornherein etwas gewagt, die Messung bestimmter Entfernungen innerhalb eines Gallertcylinders zur Grundlage einer physikalischen Methode zu machen. Die Schwierigkeiten von Maassbestimmungen im Gallertcylinder liegen, abgesehen von seiner Quellung, ausserdem noch in der Gestaltung seiner Endflächen, die ja als feste Punkte für die Messung dienen sollen und besonders in dem Umstande, den ich im ersten Abschnitte dieses Aufsatzes nachgewiesen habe, dass die Niederschläge, deren Entfernung von den Endflächen gemessen werden sollen, nicht fest liegen, sondern in der Gallerte beweglich sind. Dennoch halte ich die Schwierigkeiten bei passender Anordnung der Versuche und Berücksichtigung der obigen Fehlerquellen nicht für unüberwindbar. Der Apparat, den ich zur Bestimmung der Diffusionsgrösse anwandte,

---

1) de Vries, Maandblad voor Natuurwetensch, 11, p. 118—126. 1884.

ist das bereits im Eingange dieses Aufsatzes erwähnte Kinetometer, dessen wesentlichen für die Messung bestimmten Theil das cylindrische Messrohr darstellt, welches die Seitenarme verbindet. Die genaue Messung wird durch ein horizontal aufgestelltes, in senkrechter und horizontaler Richtung verschiebbares Kathetometer vorgenommen, welches mit Hilfe eines Ocularmikrometers leicht, wenn man will, gestattet, die Messung bis auf $^1/_{100}$ der in Millimeter getheilten Scala des Messrohres vorzunehmen. Die Erscheinung verlangt keine grössere Genauigkeit als die Bestimmung und Messung bis auf $^1/_{12}$ oder $^1/_{25}$ mm. Die eintretenden Veränderungen des Gallertpfropfens, die etwaigen Quellungen seiner Endflächen und die Verschiebungen des jungen Niederschlages in der Gallerte, deren Kenntniss für eine präcise Messung der Diffusionsgrösse nöthig ist, kann man bei dieser Vergrösserung mit genügender Schärfe bestimmen. Ich kann unmöglich die verschiedenen experimentellen Aufgaben, die sich an die Diffusionsgrösse der Flüssigkeiten anknüpfen, in Angriff nehmen und will nur zeigen, dass die hier vorgeschlagene Untersuchungsmethode der Diffusionsgrösse den Anforderungen einer präcisen Messung genügt und gewisse Vorzüge vor den früher eingehaltenen Methoden besitzt. Die Aufgabe besteht darin, die Entfernung der entstehenden Niederschläge von den Endflächen des Gallertpfropfens möglichst genau zu bestimmen. Da der Niederschlag hier als vollkommen senkrechte Ebene angesehen werden darf und da die Enden des Gallertpfropfens selbst symmetrisch gekrümmte Flächen darstellen, so müssen die beiden Punkte, von denen die Entfernung gemessen werden soll, in einer mit der Achse des Cylinders parallelen Linie liegen. Es ist nicht schwer, eine solche Linie zu wählen, die man immer wieder findet. Die Bestimmung der Lage des Niederschlages in der Gallerte verlangt grosse Aufmerksamkeit wegen des Umstandes, den ich bereits hervorhob, dass der Niederschlag in seinem frühesten Entwickelungsstadium beweglich ist und in der Gallerte wandert.

Hier bricht das hinterlassene Manuscript ab. — Die Messungen der Diffusionsgeschwindigkeit, welche der Verfasser gleichzeitig mit der Beobachtung der Niederschlagsbildung ausgeführt hat,

Tabelle

Molecularverhältniss			Diffusions-geschwindigkeit			Wachsthumsrichtung	
KCl	:	$AgNO_3$	KCl	:	$AgNO_3$	KCl	$AgNO_3$
0,25	:	1	1,10	:	1	←	
0,5	:	1	1,15	:	1	←	
1	:	1	1,23	:	1		
1,1	:	1	1,31	:	1		→
1,2	:	1	1,36	:	1		→
1,5	:	1	1,41	:	1		→
2	:	1	1,47	:	1		→
4	:	1					→
$BaCl_2$	:	$AgNO_3$	$BaCl_2$	:	$AgNO_3$	$BaCl_2$	$AgNO_3$
0,25	:	1	1,20	:	1	←	
0,5	:	1	1,03	:	1		
0,6	:	1	1,15	:	1		→
0,75	:	1	1,20	:	1		→
0,8	:	1	1,24	:	1		→
1	:	1	1,18	:	1		→
K_4FeCy_6	:	$CuSO_4$	K_4FeCy_6	:	$CuSO_4$	K_4FeCy_6	$CuSO_4$
0,25	:	1				←	
0,3	:	1				←	
0,5	:	1	1,52	:	1		→
1	:	1	1,77	:	1		→
2	:	1					→
5	:	1					→
$K_2Cr_2O_7$	:	$Pb(C_2H_3O_2)_2$	$K_2Cr_2O_7$	:	$Pb(C_2H_3O_2)_2$	$K_2Cr_2O_7$	$Pb(C_2H_3O_2)_2$
0,25	:	1				←	
0,5	:	1	1,55	:	1	←	
0,66	:	1					→
1	:	1					→
2	:	1					→
4	:	1					→
$ZnSO_4$	:	K_4FeCy_6	$ZnSO_4$	:	K_4FeCy_6	$ZnSO_4$	K_4FeCy_6
0,5	:	1	0,78	:	1	←	
1	:	1	0,89	:	1	←	
2	:	1	0,90	:	1	←	
2,5	:	1	0,94	:	1		
3	:	1	0,96	:	1		
4	:	1	0,97	:	1		
5	:	1	0,98	:	1		
6	:	1	1,00	:	1		
8	:	1	1,00	:	1		
12	:	1	1,06	:	1		
K_2CrO_4	:	$Pb(NO_3)_2$				K_2CrO_4	$Pb(NO_3)_2$
0,5	:	1				←	
0,9	:	1				←	
1	:	1				←	
1,2	:	1					→
2	:	1					→

Das Wachsthum ist	Der Niederschlag ist	Verschiebungen des jungen Niederschlages
		KCl $AgNO_3$
unbegrenzt	permeabel für $AgNO_3$	
begrenzt	impermeabel für beide Salze	←
unbegrenzt	permeabel für KCl	
		$BaCl_2$ $AgNO_3$
unbegrenzt	permeabel für $AgNO_3$	
begrenzt	impermeabel für beide Salze	←
unbegrenzt	permeabel für $BaCl_2$	
		K_4FeCy_6 $CuSO_4$
unbegrenzt	permeabel für $CuSO_4$	
begrenzt	impermeabel für beide Salze	←
unbegrenzt	permeabel für K_4FeCy_6	
		$K_2Cr_2O_7$ $Pb(C_2H_3O_2)_2$
unbegrenzt	permeabel für $Pb(C_2H_3O_2)_2$	
begrenzt	impermeabel für beide Salze	←
unbegrenzt	permeabel für $K_2Cr_2O_7$	
		$ZnSO_4$ K_4FeCy_6
unbegrenzt ?	permeabel für K_4FeCy_6	
		←
begrenzt	impermeabel für beide Salze	
unbegrenzt	permeabel für $(PbNO_3)_2$	
begrenzt	impermeabel für beide Salze	
unbegrenzt	permeabel für K_2CrO_4	

sind wohl bloss als vorläufige zu betrachten. Die oben erwähnten Fehlerquellen sind in ihnen nicht vollkommen berücksichtigt. Um den Einfluss der Quellung zu eliminiren, rechnete der Verfasser als die von den beiden Lösungen in der gleichen Zeit zurückgelegten Wege die Entfernungen des entstehenden Niederschlages von denjenigen Orten, welche die Menisken des Gallertpfropfens zu Beginn des Versuchs, also vor Eintritt der Quellung, eingenommen hatten. Da die meisten Niederschläge im Moment ihrer ersten Beobachtung schon eine messbare Dicke besassen, so ist es keineswegs bei allen Versuchen sicher, dass die Messung des Ortes der Niederschläge unmittelbar nach ihrer Entstehung und vor Eintritt der oben besprochenen Wanderungen ausgeführt worden ist. Daher sind die S. 36 mitgetheilten Messungen der Diffusionsgeschwindigkeit noch mit erheblich grösseren Fehlern behaftet, als es das Princip der angewandten Methode erfordert.

Zum Schluss sei eine den Aufzeichnungen des Verfassers entnommene tabellarische Uebersicht (S. 36 u. 37) über die Hauptresultate seiner Beobachtungen gegeben, in welcher die Angaben der Tabelle 1 grösstentheils noch einmal enthalten sind. Die Versuche haben gezeigt, dass die relative Diffusionsgeschwindigkeit für je zwei Salze von der Länge des Gallertpfropfens und innerhalb der vorkommenden Schwankungen der Temperatur auch von dieser unabhängig ist. Die absolute Diffusionsgeschwindigkeit hängt dagegen sehr stark von der Länge des Gallertpfropfens und ebenso von der Temperatur ab. Ebenso ist die absolute Dicke, welche die Niederschläge mit begrenztem Wachsthum erreichen, von der Länge des Pfropfens abhängig und zwar nimmt sie cet. par. mit dieser zu.

Figuren-Erklärung.

Die Tafel zeigt das Wachsthum begrenzter Niederschläge von $CuSO_4$ und K_4FeCy_6 in verschiedenen Concentrationsverhältnissen. Fig. 1—5 zeigen die Entwickelung der betreffenden Niederschläge bis zu ihrer Vollendung in natürlicher Grösse. Fig. 6—9 die Anfangsstadien der Entwickelung in 12facher Vergrösserung. Die Beobachtungszeiten stehen an jeder Querzone links, auch ist die Länge des Gallertpfropfens in der Mittelachse angegeben. An den Fig. 1—5 sind Wölbungen und Risse der Niederschläge sowie die Quellung der Gallerte zu erkennen, an den Fig. 6—9 ist das Auftreten der doppelten Niederschläge bemerkenswerth. D. H.

Abhandlungen über Flechten.

Von

J. Reinke in Kiel.

III.

Einige Voraussetzungen einer phylogenetischen Morphologie der Flechten.

Mit einer Zinkätzung.

Während der eigentliche Vater der Flechtenkunde, Acharius, in seiner Lichenographia universalis 1810 die Flechten als eine selbstständige, von den übrigen Kryptogamen verschiedene Ordnung des Gewächsreiches behandelt, haben spätere Botaniker dieselben doch immer wieder bald zu den Algen, bald zu den Pilzen gestellt. Interessant ist in dieser Hinsicht die Anschauung Nägeli's, der in den „Neueren Algensystemen" sie als Familie Lichenaceae unter die Algen einreiht und dabei l. c. auf S. 169 lakonisch bemerkt, dass sie mit den Stilophoreen und den Fuceen in vegetativer Beziehung übereinstimmen. Während die sogenannte moderne Botanik gar nicht emphatisch genug verkündigen kann, dass die Flechten echte Pilze sind, habe ich mich in der vorigen Abhandlung ganz auf den Standpunkt des alten Acharius gestellt, auf die Gefahr hin, als unmodern verrufen zu werden. Ich habe aber zugleich mich dahin ausgesprochen, dass ich die Flechten hauptsächlich aus dem Grunde nicht den Pilzen beizugesellen vermöchte, weil ihre Körperform mit derjenigen der Algen und anderer assimilirender Pflanzen übereinstimmt. Die Körperform oder der Habitus ist aber der Ausdruck der wichtigsten Organisationsverhältnisse der Pflanzen, wie sich dieselben

in Anpassung an die biologischen Existenzbedingungen entwickelt haben.

Die Fälle, in denen wir eine morphologische Uebereinstimmung im Aufbau des Körpers von Flechten und Pilzen wahrnehmen, sind in der That so selten, dass wir sie als Ausnahmen von der Regel ansehen müssen. Auch begegnet in diesen Fällen der Nachweis keiner Schwierigkeit, dass im Bau der übereinstimmenden Formen verschiedene biologische Principien zum Ausdruck gelangen, die nur, ich will nicht sagen zufällig, aber doch in parallel laufender Steigerung eines bestimmten Organisationsverhältnisses zu ähnlichen Gestalten hinführen konnten.

Ich glaube, dass wenige Beispiele hinreichen werden, um diesen Gedanken zu begründen.

Eine gewisse Uebereinstimmung besteht unverkennbar zwischen der Körperform einiger reich verzweigter, feinästiger Clavaria-Arten und manchen Strauchflechten, namentlich strauchförmigen Cladonien, Thamnolia und selbst Cetraria-Arten. So könnte beispielsweise der Vergleich von Clavaria flava und Cladonia uncialis bei oberflächlicher Beobachtung zu der irrigen Vorstellung führen, dass der äusseren Aehnlichkeit der Gestalt eine tiefer liegende, gemeinsame Ursache entspräche. Es könnte davon insofern auch wirklich die Rede sein, als der Form beider Pflanzen ein gemeinsames Princip zu Grunde liegt, nämlich das mit denselben morphologischen Mitteln realisirte Princip grosser Oberflächenentwickelung. Beide Pflanzen haben zur Verwirklichung dieses Princips die Strauchform angenommen. Nichts aber wäre verfehlter, als aus der Gleichartigkeit der Erscheinung auf einen identischen Grund schliessen zu wollen. Der Grund, aus welchem bei beiden Pflanzen das Princip der grossen Oberfläche sich ergiebt, ist so verschieden wie nur möglich. Bei Clavaria gehört er in das Gebiet der Fortpflanzungs-, bei Cladonia in das der Ernährungserscheinungen. Bei Clavaria ist die ausgedehnte Oberfläche von dem sporentragenden Hymenium eingenommen, die Fortpflanzung ist um so mehr gesichert, je mehr Sporen producirt werden, bei Cladonia liegen dicht unter der Oberfläche die Gonidien, die Pflanze gedeiht um so besser, je grösser das assimilirende Areal ist.

Pilze, deren Gestalt den Laubflechten entspricht, dürften kaum existiren, wenn man nicht die grossen Pezizen sowie einige Tremellinen dahin rechnen will, doch auch hier dient die Vergrösserung der Fläche nur einer reichlicheren Erzeugung von Fortpflanzungszellen, während bei den Laubflechten die Gestalt zweifelsohne eine Anpassung an die Aufgabe der Kohlensäurezersetzung darstellt. Das Letztere gilt auch vom Thallus der Krustenflechten, während der Körper sich krustenförmig ausbreitender Pilze an seiner Oberfläche lediglich Sporen hervorbringt, wie Thelephora, Corticium u. s. w.

Aus dem Allen folgt für mich unabweislich, dass wir die Formen von Clavaria und Corticium einerseits, von Cladonia und Lecanora andererseits gar nicht direct miteinander vergleichen dürfen; wenigstens halte ich einen solchen Vergleich für wissenschaftlich zwecklos. Ich bin weiter der Meinung, dass die Gestalten der Flechten überhaupt mit denen der Pilze nichts zu thun haben, sondern dass ihre vergleichende Morphologie anknüpfen muss an diejenigen Gewächse, die ihre Körperform der Assimilation von Kohlensäure im Lichte angepasst haben.

Ehe ich den Nachweis anzutreten versuche, dass die Gestalt der Flechten im Wesentlichen übereinstimmt mit derjenigen chlorophyllhaltiger Pflanzen, sei es mir noch gestattet, ein paar mögliche Einwände vorweg zu discutiren.

Meine Erwägungen haben mich dahin geführt, die Anschauung von Acharius, dass die Flechten eine den Algen und Pilzen zu coordinirende Pflanzenklasse bilden, für die auch heute noch am meisten zutreffende zu halten.

Es handelt sich hierbei um eine Frage der Systematik, wenn man will, der grossen Systematik. Alle Systematik aber kann eine rein practische und künstliche oder eine theoretische und natürliche sein. Bei den zur Zeit herrschenden Anschauungen, denen auch ich mich unterwerfe, wird die natürliche Systematik eine phylogenetische sein oder doch sein wollen. Ich habe diese natürliche Systematik soeben im Gegensatz zur künstlichen eine theoretische genannt, und ich glaube, diese Bezeichnung bedarf weiter keiner Rechtfertigung; ich habe mich aber wohl gehütet, sie etwa eine wissenschaftliche in jener Gegenüberstellung zu nennen. Denn wissenschaftlich ist die künstliche Systematik auch,

obwohl sie im Rahmen der Botanik nur das practische Ziel verfolgt, die Pflanzentypen übersichtlich zu gruppiren. Es ist das letztere aber eine geistige Thätigkeit, die der Wissenschaft der Logik angehört, und auf diesem Gebiete gewöhnlich Classification genannt wird; ihre Ausübung erfordert die Anwendung einer eigenartigen Technik des Denkens, darum darf ihre Wissenschaftlichkeit nicht in Zweifel gezogen werden. Immerhin geht auf dem Gebiete der Botanik das Interesse an der blossen Classification nicht über das Aeusserlich-Practische hinaus; ein tieferes Interesse erwacht erst, sobald wir mit der Aufstellung des Systems Gedanken verbinden über die Blutsverwandtschaft der Typen untereinander.

Mit der Aufstellung von Stammbäumen, die das natürliche System des Pflanzenreiches darstellen sollen, ist in sehr naiver Weise vorgegangen worden. Dadurch gerieth die sogenannte phylogenetische Methode in einen gewissen Misscredit, und es ist den neueren Systemen auch wahrlich nicht zu verdenken, wenn sie im Wesentlichen ein Compromiss darstellen zwischen dem, was ich oben ein practisches und ein theoretisches System genannt habe.

Vielfach hat man sich gar keine klare Rechenschaft darüber abgelegt, welche Grundlagen für die Aufstellung eines phylogenetischen Systems uns gegeben sind. Von der Paläontologie, der doch die Schiedsrichterstellung in allen wichtigen Fragen zufallen sollte, werden wir an den entscheidenden Punkten gewöhnlich im Stiche gelassen; für die Phylogenie der Thallophyten leistet sie so gut wie gar nichts. Hier sehen wir uns beschränkt auf das zweite Hilfsmittel der Phylogenie, auf die vergleichende Morphologie der in der Gegenwart existirenden Formen. Aber welche wissenschaftliche Berechtigung liegt vor, aus der Vergleichung Schlüsse auf den genetischen Zusammenhang der Pflanzentypen ziehen zu können? Jedes unbefangene Urtheil wird zugeben, dass diese Berechtigung auf ziemlich schwachen Füssen steht; der mit grosser Sicherheit ausgesprochene Satz z. B., dass die Ontogenie ein Abbild der Phylogenie sei, ist doch nichts anderes, als eine willkürlich aufgestellte These, die allerdings von solchen als Dogma verehrt werden konnte, welche keine Scrupel noch Zweifel plagen, und die in

ihrem Sanguinismus immer bereit sind, dasjenige für wahr zu halten, was sie sich wünschen.

Ich vermag der Phylogenie eine wissenschaftliche Bedeutung nur dann einzuräumen, wenn sie mit vollem Bewusstsein anstatt des kategorischen oder vielmehr dogmatischen Standpunkts den hypothetischen einnimmt. Bei der bewussten Anwendung dieses Gesichtspunktes werden phylogenetische Vorstellungen an wissenschaftlichem Werthe gewinnen anstatt zu verlieren. Sobald eine phylogenetische Construction ihr Ergebniss als ein unter ganz bestimmten Voraussetzungen wahrscheinliches darzuthun vermag, hat sie meines Erachtens alles geleistet, was von der Phylogenie überhaupt erwartet werden kann, und vor Allem den Fehler vermieden, über das Ziel hinauszuschiessen und damit die einzelne Construction wie den Werth der ganzen Methode zu discreditiren.

Dass die phylogenetische Methode aber einen wissenschaftlichen Werth in sich trägt, scheint mir ausser Zweifel zu stehen. Es genügt an die eine, uns durch die Paläontologie bezeugte Thatsache zu erinnern, dass die Pflanzendecke der Erde von den ältesten Zeiten bis in die Gegenwart eine fortschreitende Entwicklung durchgemacht hat, und dass wir durch die Vergleichung der Formen dahin gelangen, diejenigen für die höchsten und vollkommensten zu erklären, die nach Ausweis der Geologie am spätesten auf der Erde erschienen sind. Wenn wir nun phylogenetischen Constructionen den Inhalt und Sinn beimessen, dass sie aus den Ergebnissen der Vergleichung bei Zulassung gewisser Voraussetzungen eine uns annehmbar erscheinende Vorstellung über den genetischen Zusammenhang von Pflanzenformen entwickeln, so vermag eine solche Vorstellung gewiss Anspruch auf Wissenschaftlichkeit zu erheben. Denn die wissenschaftliche Aufgabe der Botanik kann doch nur darin bestehen, dass sie uns aus der Beobachtung des Thatsächlichen geschöpfte Vorstellungen über den Zusammenhang der Erscheinungen in der Pflanzenwelt liefert. Ich möchte zur Stütze dieser Anschauung nur fragen, ob irgend ein Capitel botanischen Wissens oder botanischer Vorstellungen existirt, dass von hypothetischen Elementen nicht mehr oder weniger durchsetzt ist? Vermögen sich doch selbst die Lehrsätze der Physik und Chemie davon nicht frei zu halten!

Sollen wir in allen den Fällen, wo die unbedingte Wahrheit nicht erkannt werden kann, darauf verzichten, uns ein Bild des Zusammenhangs der Dinge zu verschaffen, das wenigstens Anspruch auf relative oder hypothetische Wahrheit erheben darf? Ich glaube, wir sollen diesen Verzicht nicht üben, die Wissenschaft thut dies auch nirgends, weder auf dem Gebiet der Natur, noch dem der Geschichte und der Sprachen. Das Arbeitsfeld der Wissenschaft würde dadurch auch so sehr eingeengt werden, es würde unter der Herrschaft eines derartig exclusiven Empirismus bald so sehr veröden, dass man ein Erlahmen des allgemeinen Interesses der Menschheit an der Wissenschaft besorgen müsste.

Es kann darauf gewiss nicht ankommen, die hypothetischen Elemente aus der Wissenschaft fern zu halten, die Aufgabe ist vielmehr die, mit Gewissenhaftigkeit darüber zu wachen, dass die Grenzen zwischen dem positiv fest stehenden und dem nur relativ wahren oder hypothetischen in der Wissenschaft nirgends verwischt werden. In dem Augenblick, wo man diese Grenze nicht mehr respectirt, wird man unwissenschaftlich, und die Handhabung von Hypothesen wird zu einem schädlichen Uebel. Die vom Hyperdarwinismus gezeitigten Früchte mögen innerhalb der Naturwissenschaften als abschreckendes Beispiel einer solchen Gewissenlosigkeit im Auge behalten werden!

Unter den Voraussetzungen, welche den später folgenden Studien über den Flechtenthallus zu Grunde liegen, mögen zunächst die folgenden aufgeführt werden, weil sie mir als die glaubhaftesten erscheinen; mehr vermag ich zu ihren Gunsten nicht anzuführen.

Ich glaube, dass in der Phylogenie der einzelnen Ordnungen des Pflanzenreiches sich im Grossen und Ganzen ein Aufsteigen von einfacheren zu complicirteren Formen zu erkennen giebt; daneben kommen Umwandlungen vor, die morphologisch etwa auf gleicher Höhe bleiben, und ausserdem finden sich Rückläufe der Entwicklung, die mit Reductionen der Gliederung verbunden sind. Unter den formumbildenden Kräften kommt der natürlichen Auslese gewiss eine grosse Bedeutung bei, speciell bei allen, als Anpassung an Lebensaufgaben nachzuweisenden Erscheinungen, doch die ausschliesslich formende Kraft ist sie nicht.

Auch glaube ich nicht, dass die Phylogenie immer nur ganz langsam vorwärts geschritten ist, sondern ich bin überzeugt, dass sie sich oftmals sprungweise weiterbewegt hat. Zur Begründung dieses letzteren Punktes sei mir gestattet, ein klein wenig weiter auszuholen.

Die Theile der Pflanze stehen zu einander im Verhältniss eines morphologischen Gleichgewichts. Dies Gleichgewicht ist ein mehr oder weniger labiles, es vermag aber einen hohen Grad von Stabilität anzunehmen, so dass wir dann kurzweg von einem stabilen Gleichgewicht sprechen dürfen. Beim einzelnen Individuum ist die Labilität des morphologischen Gleichgewichts am grössten im Embryo, weil dieser die Tendenz hat, seine Form fortwährend zu ändern. Bei einer grossen Pflanze, z. B. bei einem Baume, sind immer so viele Orte labilen Gleichgewichts vorhanden, als Stellen mit embryonalem Gewebe, d. h. mit Meristem, an ihm zu finden sind. Dagegen hat ein ausgewachsenes Blatt sein stabiles Gleichgewicht erlangt, es verändert Gestalt und Grösse nicht weiter. Nur in Folge ganz besonderer Reize können an einem solchen Blatte Neubildungen auftreten.

In einem Zustande labilen morphologischen Gleichgewichts müssen sich aber auch die Arten befinden, insofern und solange sie veränderlich sind. Gerade der labile Gleichgewichtszustand ihrer Gestalt ist es, der sie zur Formänderung, zur Variation befähigt. Sobald das labile Gleichgewicht einer Art in den stabilen Zustand übergegangen ist, ist die Art in ihrer Gestalt dauernd fixirt worden, wie ein ausgewachsenes Blatt. Daher ist die Annahme vom Vorhandensein stabilisirter, d. h. phylogenetisch nicht weiter veränderlicher Arten unbedingt zulässig. So verlockend es wäre, in eine nähere Untersuchung der hier einschlägigen Fragen einzutreten, muss ich doch darauf verzichten, um nicht zu weitläufig zu werden. Ich möchte nur der Meinung noch Ausdruck verleihen, dass der Kampf um's Dasein, sofern er die Umbildung der Arten veranlasst oder doch beeinflusst, bei hinreichend langer Zeitdauer nothwendig zu einer Stabilisirung der Arten führen muss; denn es muss sich in der Anpassung eines Pflanzentypus an seine Lebensbedingungen endlich einmal die denkbar günstigste Körperform ergeben, und sobald

diese erreicht ist, muss der Kampf ums Dasein dahin führen und wirken, dass er jede bei der Fortpflanzung entstehende Abweichung von dieser günstigsten Gestalt wieder ausgleicht und alle aus inneren Ursachen auftretenden Variationen wieder zur Stammform zurückführt. Eine solche Art befindet sich daher ebensogut im stabilen Gleichgewichtszustande, wie ein in der Lothlinie hängendes Pendel, auch dies kehrt nach jeder Ablenkung wieder in die Lothlinie zurück.

Was immer die artändernden Ursachen in der Phylogenie sein mögen, so können sie allmählich oder sprungweise wirken. Das kann bei jedem labilen Zustande, der in einen stabileren übergeht, geschehen. Der Umschlag aus einer Gleichgewichtslage in eine andere kann langsam oder explosionsartig erfolgen. Die Erfahrung zeigt uns das Vorhandensein solcher Verschiedenheit in der ontogenetischen Entwicklung der Pflanzen. Das embryonale Gewebe der Vegetationspunkte producirt oft Niederblätter, Laubblätter, Hochblätter, Kelchblätter in ganz allmählichem Uebergange eines Typus in den anderen; während in anderen Fällen dieser Uebergang so sprungweise erfolgt, wie von Kotyledonen zu Laubblättern, von Blättern der Blumenkrone zu Staubblättern, von diesen zu Fruchtblättern. Irgend welche Verschiedenheit in der Beschaffenheit der Vegetationspunkte muss dabei den Ausschlag geben. Und warum sollte es in der Phylogenie anders sein? Wir können uns sehr wohl vorstellen, dass eine unscheinbare innere Abänderung einer Pflanze, z. B. eine chemische, irgend eine bedeutende Gestaltveränderung auslöst. Wie dem aber auch sein mag, sobald wir uns die Lebensbedingungen constant denken, wird der Kampf ums Dasein auch solche erheblichen Abweichungen nicht verschonen, sondern sie in diejenigen stabilen Formen drängen, welche die zweckmässigste Anpassung darstellen, in diesem Zustande sie aber fixirt halten. Diesen stabilisirten Zustand will ich das Optimum der Anpassung nennen.

Auf einer Störung des morphologischen Gleichgewichts einer Art beruht jede Variation. Solche Störung kann auf äusseren oder inneren Ursachen beruhen. Wenn z. B. Euphorbia Cyparissias von dem Aecidium befallen wird, so wird die bekannte Veränderung ihrer Gestalt durch eine äussere Ursache hervor-

gerufen. Die inneren Erschütterungen der morphologischen Gleichgewichtslage sind wohl die häufigeren; wir nennen sie innere, weil sie sich in ihren Ursachen der Beobachtung und Wahrnehmung entziehen. Die Hybridation ist jedenfalls den äusseren Ursachen beizuzählen. Die beiden erwähnten Beispiele, der parasitische Pilz und die Hybridation liefern zugleich Belege für das wirkliche Vorkommen sprungweiser Veränderungen von Pflanzengestalten.

Es kann kaum einem Zweifel unterliegen, dass Pflanzenformen um so leichter veränderlich sind und sich thatsächlich um so rascher verändern, je labiler sie sind. Am labilsten ist, wie schon hervorgehoben, der Embryo, er verändert sich am schnellsten. Wird dies zugegeben, so erscheint es wenigstens naheliegend, dass die veränderlichen, noch nicht stabil gewordenen Zustände der Pflanzen im Allgemeinen ziemlich rasch durchlaufen worden sind. Wir können sie als die embryonalen Zustände der später stabil gewordenen Arten ansehen, und da sie nur relativ kurze Zeit existirten, folglich eine nur relativ geringe Individuenzahl producirten, so braucht man sich darüber nicht zu verwundern, wenn von den theoretisch geforderten Mittelformen der Arten die Paläontologie uns thatsächlich so ausserordentlich wenig aufzuweisen vermag. Man braucht gar nicht einmal das Vorkommen sprungweiser Veränderung anzunehmen und wird doch kaum erwarten können, dass sich von solchen labilen, phylogenetisch rasch durchlaufenen Pflanzentypen etwas erhalten habe.

Ich möchte noch einen Schritt weiter gehen. Ich glaube, dass sich die ungeheuere Mehrzahl der heute lebenden Pflanzenarten im Optimum der Anpassung befindet, also stabil und unveränderlich geworden ist. Von Allen wage ich dies natürlich nicht anzunehmen, schon mit Rücksicht auf Gattungen wie Hieracium u. A. Ich möchte dasselbe glauben von der ganz überwiegenden Mehrzahl der uns fossil erhaltenen, nicht mehr lebenden Typen. Gerade weil sie morphologisch stabilisirt waren, vermochten sie sich geänderten Lebensbedingungen nicht weiter durch Formänderung anzupassen und gingen zu Grunde. Sie sind ausgestorben, ohne eine directe Fortsetzung in anderen Typen erhalten zu haben.

Für die Stabilität der uns heute als lebend bekannten Arten hat man geltend gemacht, dass seit Jahrtausenden unsere bekanntesten Kulturgewächse sich nicht wesentlich verändert haben. Allerdings zeigen die Kulturpflanzen mit ihren immer neu erzielten Rassen auf der anderen Seite, dass die Intelligenz des Züchters gar wohl den relativ recht stabil gewordenen Zustand mancher Arten erheblich zu erschüttern vermag und ihn künstlich in einen labilen zu verwandeln weiss. Sobald aber in der Natur der Kampf um's Dasein in die Lebensbedingungen der labil gewordenen Kulturrassen — z. B. des Kohls — eingreift, so zwingt er sie unter die Gestalt der stabilen Grundform zurück.

Das Stadium der Unveränderlichkeit dürften auch die meisten Thierarten der Gegenwart erreicht haben, sofern sie nicht unter der künstlich züchtenden Hand des Menschen stehen. Der Mensch selbst ist auch wohl eine stabilisirte Species. Wenigstens dürfte er seit 4000 Jahren keine nennenswerthe Veränderung erfahren haben. Die psychologischen Merkmale des Menschen sind ausserordentlich viel feiner, als irgend eins der äusseren Gestalt; und doch wird Jeder, der Homer mit Aufmerksamkeit gelesen hat, zugeben, dass die psychischen Eigenschaften seiner Menschen übereinstimmen mit den unsrigen. Wäre der Mensch ein labiles Wesen in dem Sinne der obigen Ausführungen, er hätte in 4000 Jahren erkennbar variiren müssen.

Eine Art, die im Laufe ihrer Phylogenie das Optimum der Anpassung erreichte, kann sich nicht weiter verändern, so lange ihre Lebensverhältnisse die gleichen bleiben. Dies müssen wir aber von den physikalischen Verhältnissen an der Erdoberfläche voraussetzen, daher muss der Kampf um's Dasein einen Gleichgewichtszustand herbeigeführt haben. Die durch Eingreifen des Menschen oder anderer Organismen in den Kampf um's Dasein bewirkten Störungen dieses Zustandes dürften aber nicht erheblich genug sein, um aus den bereits stabilisirten neue Arten zu schaffen. Allerdings gilt die Inconstanz der Arten auch in der Gegenwart für ein Dogma; ich vermag aber keinen Beweis für die Richtigkeit dieses Dogmas zu finden. Ich erblicke in demselben wesentlich nur ein logisches Postultat, das der empirischen

Grundlage entbehrt, das man aufstellt, um ein bequemes Schema der Anschauung zu haben.

Die Erfahrung allein hat uns zur entscheidenden Richtschnur zu dienen, mag die Speculation auch logisch anscheinend noch so begründet sein. So ist einer der Hauptsätze der bekannten Nägeli'schen Lehre dieser, dass das jetzige Vorhandensein einfachster, d. h. einzelliger Pflanzen nicht durch die Annahme zu erklären sei, dass sie seit der Urzeit auf der nämlichen Organisationsstufe stehen geblieben sind, sondern dass sie erst in einer der letzten geologischen Perioden sich gebildet haben. Nägeli hält danach die einzelligen Pflanzen für die jüngsten, die Phanerogamen für die ältesten. Die Richtigkeit dieser rein speculativ begründeten Anschauung wird durch die eine Thatsache in Frage gestellt, dass die Diatomeen sehr alte Organismen sind, und dass sich in dieser Ordnung einzelne Arten seit der Kreidezeit unverändert erhalten haben.

Eine nicht unwichtige Frage ist die, ob unter den jetzt lebenden Pflanzen einige als die Vorfahren anderer angesehen werden können. Ich muss gestehen, dass ich nicht eine einzige Art kenne, von der ich glauben möchte, dass eine andere Art phylogenetisch aus ihr entstanden sei. Mit anderen Worten: ich glaube nicht, dass innerhalb einer Gattung Arten vorkommen, die zu einander im Verhältniss von Vorfahren und Nachkommen stehen, sondern ich glaube, dass ihr gegenseitiges Verhältniss lediglich dasjenige der Vetterschaft ist. Ein gleiches Verhältniss würde sich ergeben für die Gattungen einer Familie, für die Familien einer Klasse. Danach müssen die phylogenetisch abweichenden Vorfahren zu Grunde gegangen sein. Dieser Auffassung wird durch das Schema in Fig. 8 Ausdruck verliehen. Die in annähernd horizontaler Schicht stehenden Knöpfe be-

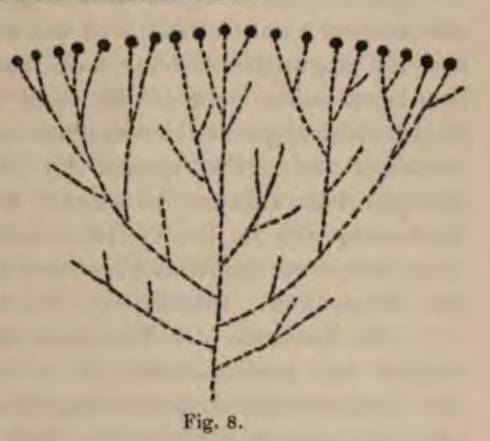


Fig. 8.

zeichnen lebende Typen der Pflanzenwelt. Der sie verbindende, mit punktirten Linien gezeichnete Stammbaum bedeutet die untergegangenen Vorfahren in ihrem phylogenetischen Zusammenhange. Diese, durch die punktirten Linien gekennzeichneten Typen verhalten sich zu den lebenden wie der Embryo zur entwickelten Pflanze; man kann sie daher die Phylembryonen der in der Gegenwart existirenden Arten nennen. Diese Phylembryonen haben sich wie die Embryonen der Individuen im Zustande eines relativ labilen morphologischen Gleichgewichts befunden; wäre das nicht der Fall gewesen, so hätten sie sich nicht zu anderen Typen umbilden können. Aus diesem Grunde ist ihre Existenz auch wohl grossentheils von relativ beschränkter Zeitdauer gewesen, und selbst von solchen Phylembryonen, deren feste Körpertheile sie zur paläontologischen Erhaltung befähigten, dürften aus diesem Grunde nur selten Reste auf uns gekommen sein.

Die hier vorgetragene Auffassung macht schon darum nicht den Anspruch auf Neuheit, weil sich auf diesem, so ausserordentlich viel discutirten Gebiete wohl kaum völlig neue Gedanken beibringen lassen werden. Mir liegt auch nur daran, hier diejenigen Gesichtspunkte hervorzuheben, die für mich zu leitenden geworden sind. Was speciell die Lehre vom morphologischen Gleichgewicht anlangt, so möchte ich nachstehend eine kurze Auslassung von A. R. Wallace anführen, da sie zeigt, dass dieser Autor zu ähnlichen Ergebnissen gelangt ist, wie ich selbst. (Die Tropenwelt. Deutsch von Brauns. 1879. S. 147):

„Die Resultate der Variation hängen bei jeder Art hauptsächlich von zwei Factoren ab — von den Veränderungen in den physicalischen Lebensbedingungen und von der grösseren oder geringeren Individuenzahl. Tritt aus einer dieser Ursachen eine Umänderung ein, so kann sie als Abart oder Rasse stabil werden, oder sie kann weiter gehen, sei es in Folge der Fähigkeit, in bestimmten Richtungen auf Antrieb localer oder innerer Ursachen sich zu verändern, sei es in Folge fortgesetzter Vermehrung aller solcher Rassenindividuen, in denen die Eigenthümlichkeiten einen hohen Grad erreicht haben. Nach einiger Zeit wird dabei eine Art von Gleichgewicht erreicht werden, entweder weil die Grenze der zweckmässigen Variation in dieser bestimmten Richtung erreicht ist, oder weil die Art nun allen

äusseren Bedingungen harmonisch angepasst ist. Solange dann diese Bedingungen sich nicht ändern, kann die Form lange Zeit hindurch ungeändert bleiben — ein Grund, dass uns auch die Arten meist unveränderlich erscheinen."

Von jeher und mit Recht hat man in der Descendenzlehre zwischen Anpassungscharacteren und sogenannten inneren morphologischen Merkmalen unterschieden, die sich mit grosser Sicherheit erblich übertragen, für die es aber keine weitere Erklärung giebt, als dass sie eben erblich überkommen sind. Für die Beziehungen zwischen diesen beiden Arten von Charakteren scheint mir ebenfalls eine Aeusserung von Wallace in demselben Buche (S. 161) beachtenswerth zu sein, so dass ich sie gleichfalls hierher setze:

„Ein Anpassungscharakter kann in völlig übereinstimmender Weise bei zwei Gruppen vorkommen, welche die nämliche Lebensweise haben, und ist doch kein Zeichen von Verwandtschaft, da er von jeder der beiden Gruppen für sich erworben sein kann, um sie für eine bestimmte Stellung in der Natur geeignet zu machen. Dann ist er ein vereinzeltes Aehnlichkeitsmerkmal, das nur scheinbar zwei sonst grundverschiedene Gruppen verknüpft. Structurmerkmale, die nicht als Anpassungscharaktere aufgefasst werden können, sind immer von alten Stammformen übermittelt und zeigen daher fundamentale Merkmale und Unterschiede in Anatomie und Entwickelung an. Die Aenderungen, welche in Folge veränderter Lebensweise, neuer Instincte u. s. w. der verschiedenen Arten veranlasst sind, berühren grösstentheils solche Charaktere nicht, und da man bei jeder Thierart stets mehrere derselben finden kann, so erlangen sie um so grösseren Werth. Und so ergiebt sich denn der anscheinend paradoxe Satz: je weniger irgend eine Eigenthümlichkeit im Bau eines Thieres irgend einem bestimmten Zwecke dient, um so grösser ist ihr Werth bei Fixirung der wahren, wenn auch manchmal nicht ganz nahen Verwandtschaften; eine besondere Eigenschaft irgend eines Organes, die für das Gedeihen des Thieres sehr wesentlich erscheint, ist dagegen häufig sehr werthlos für die Bestimmung seiner Verwandtschaften mit anderen Thieren."

Dass die Pflanzen sich anders verhalten sollten als die Thiere, wird wohl Niemand ernstlich behaupten wollen. Dennoch möchte

ich glauben, dass es bei den Anpassungscharakteren wieder von besonderen Umständen abhängt, ob man sie für die Abgrenzung phylogenetischer Verwandtschaftskreise verwerthen kann und darf, oder nicht.

Zu den verbreitetsten Anpassungscharakteren im Pflanzenreich gehört die Bildung des Laubblattes und der Wurzel. Was die letztere anlangt, so findet sie sich in ganz übereinstimmender Ausprägung bis in das anatomische Detail bei den Pteridophyten und Anthophyten, und könnte man danach beide Klassen zu einer Abtheilung der Wurzelpflanzen vereinigen. Das Merkmal würde ein allgemeiner und schärfer zutreffendes sein, als das der Blattbildung für die Abgrenzung von Thallophyten und Cormophyten, beziehungsweise Moosen. Ferner ist ein Anpassungscharakter für die hydrogamen Pflanzen das Spermatozoid, für die aerogamen Pflanzen das in einen Schlauch auskeimende Pollenkorn; und nichts desto weniger hat man mit vollem Rechte den Pollenschlauch zur Definirung grosser Hauptgruppen des Gewächsreiches benutzt. Die eigenthümliche, der Laubblätter und überhaupt jeden Assimilationsapparats entbehrende Körperform der Balanophoraceen und Rafflesiaceen ist sicher ein Anpassungscharakter, und doch wäre es thöricht, wollte man diesen Charakter bei der Definition der Familie ausser Acht lassen; er steht sogar im Vordergrund der Diagnose. Dagegen sind die in analoger Weise reducirten Formen von Cuscuta, Monotropa, Epipogon, Neottia sicher nicht hinreichend, um diese Pflanzen miteinander zu einer Gruppe zu vereinigen, nicht einmal die beiden letzteren dürfen von den Orchideen als eine besondere Familie abgezweigt werden; die Familiendiagnose der Ericaceen, Orchidaceen u. s. w. wird durch diese laubblattlosen und chlorophylllosen Gattungen nur unwesentlich beeinflusst. Es kommt also ganz auf die Ausdehnung und die Constanz des Auftretens von Anpassungscharakteren innerhalb grösserer Pflanzengruppen an für die Entscheidung der Frage, ob sie für systematische Definitionen zu gebrauchen sind oder nicht. Dass die völlige Abwesenheit des für Kohlensäureassimilation erforderlichen Apparats ein negatives Anpassungsmerkmal von ausserordentlicher Verbreitung sein kann, lehren die Pilze.

Sehr merkwürdig ist, dass die nämlichen Organe, welche

wichtigen ernährungsphysiologischen Functionen dienen, in der einen Gruppe von Pflanzen höchst gleichförmig sind, während sie in anderen eine ungeheure Mannigfaltigkeit von Abwandlungen zeigen. So besitzen bei den Gräsern die Laubblätter einen so constanten Bau, wie die Wurzeln durch das ganze Reich der Gefässpflanzen; diese Constanz der Blattform ist ein nicht unwesentlicher Familiencharakter. Solche Familien mit einförmigen Laubblättern giebt es noch zahlreiche, auch bei den Dikotylen. Daneben kommen andere vor, in der die Blätter eine ganz ausserordentliche Mannigfaltigkeit der Gestalten annehmen, ich erinnere nur an die Ranunculaceen und die Umbelliferen. Dabei ist bemerkenswerth, dass gerade in diesen beiden Familien dieselben Formen der Blätter nach Umriss und Zertheilung sich wiederholen, wie überhaupt gewisse Blattformen in ganz verschiedenen Familien wiederkehren. Sie sind offenbar zu verschiedenen Malen in der gleichen Gestalt entstanden und beweisen, dass das labile morphologische Gleichgewicht einer Sippe die Neigung besass, in ganz bestimmte Formtypen bei der phylogenetischen Entwickelung umzuschlagen. Man wird unwillkürlich an ein Kaleidoskop erinnert, bei dessen Drehung zwar immer neue Figuren herauskommen, allein wenn man längere Zeit hindurch beobachtet, stellen sich doch immer die gleichen oder wenigstens sehr ähnliche Combinationen der bunten Glasstückchen wieder ein. Es sind gewisse Formen, gegen welche die im Flusse begriffene Pflanzengestalt immer wieder gravitirt, und in der progressiven Abänderung, wie sie die Phylogenie zur Voraussetzung hat, kommen solche vorherrschenden Formen stets von Neuem zur Geltung.

Ich kehre noch einmal zu den chlorophylllosen und laubblattlosen Phanerogamen zurück. Es wird allgemein zugegeben werden, dass diese Pflanzen von grünen und beblätterten Formen abstammen. Zwischenformen zwischen beiden Typen kennt man gewöhnlich nicht; diese sind also untergegangen und offenbar weniger adaptirt für die neue Lebensweise gewesen. Ich möchte aber auch glauben, dass sich die Umbildung dieser Zwischenformen ziemlich rasch vollzogen hat, denn die Zwischenstadien müssen einen hohen Grad von Labilheit besessen haben und daher zu schneller Veränderung geneigt gewesen sein.

Wie dem auch sein mag, jedenfalls sind Anpassungsursachen vorhanden, mit denen die Pflanzenformen sich in's Gleichgewicht setzen; mögen diese Ursachen aber sein, welche sie wollen, immer wird bei hinreichender Zeitdauer und annähernder Constanz der Lebensbedingungen ein Optimum der Anpassung erreicht werden müssen, und von da ab Constanz der wesentlichen Merkmale eintreten. Aendern sich dagegen die Lebensbedingungen, so vermögen neue Anpassungsmerkmale aufzutreten; das sehen wir z. B. an den zweifellos jüngeren Varietäten mancher Algen, die in der Ostsee leben und hier, wahrscheinlich unter dem Einflusse des geringeren Salzgehalts, eine abweichende, aber nunmehr constante Form angenommen haben.

Endlich kann doch nicht wohl bezweifelt werden, dass die von den Botanikern — z. B. von Nägeli in seiner Abstammungslehre — so nachdrücklich in Gegensatz zu den Anpassungsmerkmalen gebrachten „morphologischen" Merkmale in früheren Perioden der Phylogenie einmal durch Anpassung erworben sind, wenn sie auch später ihre offenkundigen Beziehungen zu den biologischen Functionen der Pflanze eingebüsst haben und, bei grosser Constanz in der Vererbung, uns von geringem Nutzen oder gar nutzlos in der Oekonomie der Pflanze zu sein scheinen.

Während ich die Formen des Flechtenthallus als Anpassungen an die Aufgabe der Assimilation betrachte, hat Sachs eine ganz andere Erklärung derselben versucht: er erklärt sie für Mechanomorphosen, und zwar für Photomorphosen, d. h. für Bildungen, die mehr oder weniger direct ursächlich durch das Licht hervorgebracht sein sollen[1]). Sachs äussert sich in

1) Physiologische Notizen von Julius Sachs, VIII, Mechanomorphosen und Phylogenie. (Ein Beitrag zur physiologischen Morphologie). Flora 1894, S. 215 ff. — Das Wort „Mechanomorphose" ist eine der wunderbarsten Blüthen, welche die Leidenschaft für griechisch anklingende Fremdworte getrieben hat. Dabei giebt der Verfasser in dem ganzen Aufsatze keine Definition von dem, was er unter diesem Worte eigentlich versteht. Es wird dem Leser überlassen, dies selbst zu finden. Eine Uebersetzung des Wortes führt dabei zu nichts. Während die in dem gleichen Aufsatze gebrauchten Worte „Photomorphose" und „Barymorphose" in ihrer Uebersetzung immerhin einen Sinn geben, ist dies bei dem Worte Mechanomorphose keineswegs der Fall. Die Uebersetzung würde das Ergebniss: Maschinengestaltung liefern, der Zusammenhang des Ganzen ergiebt aber, dass der Autor daran gar nicht gedacht hat, sondern dem ersten Theile

diesem Sinne (S. 234) wörtlich folgendermassen: „Die Frage ist nicht: zu welchem Zweck, sondern durch welche Ursachen wachsen die sehr dünnen grünen Gewebeschichten quer zum Lichtstrahl; ist es überhaupt der Lichtstrahl, der es bewirkt, dass dünne grüne Gewebeflächen sich auszubreiten streben, quer zum Strahl. Dass und warum sie dünn bleiben in Richtung des Strahls, haben wir ja gesehen; aber warum breiten sie sich aus? Die teleologische Nützlichkeit ist ersichtlich; es kommt jedoch auf die Causalität an. Aber, wie gesagt, es fehlt an experimentellen und vielseitigen Erfahrungen; einiges aber lässt sich anführen zur Stütze des wahrscheinlichen Satzes: das Licht selbst bewirkt, dass das chlorophyllhaltige Gewebe quer zum Strahl sich flächenförmig ausbreitet. Auch auf diesen Satz habe ich bereits in meinen Vorlesungen (II, 1887) hingewiesen und ihn unter Anderm dadurch erläutert, dass die Laubflechten, also echte Pilze, durch die in ihnen eingeschlossenen Algen veranlasst werden, blattähnliche dorsiventrale Formen und plagiotrope Stellung anzunehmen.“

Der Gegensatz dieser Anschauung zur meinigen erhellt besonders aus folgendem, unmittelbar vorhergegangenen Satze der gleichen Abhandlung von Sachs:

„Sollte es nun etwa möglich sein, auch die Flächenausbreitung des grünen Gewebes auf eine erkennbare Ursache zurückzuführen? So klar und einfach, wie betreffs der Dünnheit der chlorophyllhaltigen Schichten wird das wohl jetzt noch nicht gelingen. Es kümmert sich ja fast Niemand um derartige Fragen; die Darwin'sche Selectionslehre hindert das eben.“

Noch etwas weiter zurück (S. 232) hatte der nämliche Autor erklärt, dass er „die allgemeinste Photomorphose in der Ent-

---

seines neuen Wortes die Bedeutung unterlegt, die man mit dem Ausdrucke mechanisch im Deutschen verbindet. Mechanomorphose soll offenbar heissen: eine mit mechanischen Mitteln erreichte Gestaltung. In diesem Sinne erscheint die Neuschöpfung um so entbehrlicher, als wohl kaum daran gezweifelt wird, dass alle Gestaltungen im Pflanzenreiche auf mechanischem Wege zu Stande kommen. Uebrigens werden recht heterogene Dinge unter dies neue Wort zusammengefasst. Die meisten derselben sind nach der bisherigen, auf die Arbeiten Darwin's, Nägeli's u. a. sich stützenden Anschauung nichts anderes als Anpassungen; eine Auffassung und Bezeichnung, der ich, bis sie nicht wirklich durch besseres ersetzt wird, unbedingt den Vorzug einräume.

stehung und der Form der Blätter oder blattähnlichen Sprossformen der Algen“ finde. Ebenso sind ihm die Laubblätter der Phanerogamen derartige Photomorphosen.

Wenn Sachs in diesem Sinne und Zusammenhang von flächenförmiger Ausbreitung der Gewebe spricht, so nimmt er augenscheinlich nicht Bezug auf den Begriff der Fläche im geometrischen Sinne, sondern auf den gewöhnlichen Sprachgebrauch, der das Blatt einer Buche oder Rüster flach nennt; spricht er doch von flachen und dorsiventralen Gebilden. In diesen Gedankengang passt es vollkommen, dass er von den Flechten ausdrücklich nur die Laubflechten nennt, wodurch ja die radiär gebauten, mehr oder weniger orthotrop wachsenden Strauchflechten ausgeschlossen werden. Wenn ich dem gegenüber die Gestalt der Flechten als Anpassung im Sinne Darwin's und Nägeli's deute — unbeschadet der Frage nach den Ursachen der Anpassung —, so ergiebt sich zunächst der Vortheil, dass diese Deutung ebenso gut auf die Strauch- und Krustenflechten, wie auf die Laubflechten passt. Aber die Meinung von Sachs, dass das Licht die chlorophyllhaltigen Organe zu flachen Gebilden auspräge, ist in ihrem ganzen Umfange unhaltbar.

Licht und Chlorophyllgehalt müssen zusammenwirkend als ein constanter Factor angesehen werden. Brächten sie die Gestalt der Assimilationsorgane hervor, so müsste diese Gestalt auch eine durchweg constante sein; die Assimilationsorgane müssten sämmtlich flach sein, wie der Spross einer Marchantia oder das Blatt einer Fagus, Robinia u. s. w. Dem ist mit nichten so. Es genügt, auf die im Pflanzenreiche in ungeheurer Menge vorkommenden stielrunden, radiären, orthotropen Assimilationsorgane hinzuweisen (Scirpus lacustris, Juncus conglomeratus, alle Arten von Heleocharis, Fastigiaria furcellata, Chorda etc., ganz zu schweigen von Ulothrix, Spirogyra, Cladophora), um die Unzulänglichkeit der versuchten Causalerklärung darzuthun. Es sind diese so verschieden ausgeprägten Assimilationsorgane Anpassungsgebilde an einen identischen physiologischen Zweck, die Anpassung erzeugt aber in verschiedenen Pflanzen sehr verschiedene Formen, deren jede in annähernd gleichem Maasse nützlich zu wirken vermag; man denke nur an die Laubblätter von Marsilia und an die von Pilularia! Das Gesetz der

Mannigfaltigkeit ist eins der wichtigsten Grundgesetze, welches die Welt der Organismen beherrscht. Will man aber physikalische Erklärungen anbahnen, wogegen ich gewiss nichts einzuwenden habe, so erinnere man sich vor Allem des Satzes, dass gleiche Ursachen gleiche Wirkungen hervorbringen müssen.

Gewiss verdient es alle Beachtung, dass von zwei Anpassungsgebilden, wie die Wurzel und das Laubblatt es sind, das eine in der ungeheuren Zahl der Pflanzenformen geradezu monotyp blieb, während das andere sich so vielgestaltig entwickelte. Vorläufig kommen wir aber über die Feststellung dieser wichtigen Thatsache nicht hinaus, es bleibt vor der Hand unerklärt, warum die Blätter von Nymphaea und Scirpus, Anpassungen an dieselbe Function, denselben Zweck, so ungleich gestaltet sind; nur in der dünnen Ausbreitung der chlorophyllführenden Zellschicht stimmen sie überein. Es verdient aber nicht minder unser Interesse, dass gewisse, wenn auch unter sich sehr unähnliche Blattformen im Pflanzenreich häufig wiederkehren, dass das morphologische Gleichgewicht immer wieder gegen bestimmte Typen zu gravitiren scheint.

In der vorigen und im Eingange dieser Abhandlung habe ich ausgesprochen, dass ich die Flechten für eine besondere, selbstständige Klasse des Pflanzenreichs halte. Ich habe namentlich dagegen Widerspruch erhoben, dass sie, wie man oft genug versichert hat, echte Pilze sein sollen. Die Uredineen und die Ustilagineen sind echte Pilze; Niemand aber wird eine Tilletia oder eine Puccinia mit sammt dem Weizenhalm, auf dem sie wächst, einen Pilz nennen. Der in der Flechte steckende Pilz bildet aber mit der zugehörigen Alge eine morphologische Einheit, das Consortium, und dieses ist sämmtlichen Pilzen gegenüber dadurch charakterisirt, dass seine Körperform der Kohlensäureassimilation angepasst ist und daher nur morphologisch vergleichbar wird denjenigen Pflanzen, insbesondere denjenigen Thallophyten, welche Kohlensäure assimiliren, weil bei allen diesen Gewächsen die Gestalt der Function der Assimilation angepasst ist.

So charakterisiren sich die Flechten durch einen positiven Anpassungscharakter, wie die Pilze durch einen negativen. Durch seine allgemeine Verbreitung gewinnt dieser Charakter der Flechten

seine hohe Bedeutung, die ihn zur Definirung einer Klasse des Pflanzenreiches geeignet macht. Dagegen ist es schlechterdings ausgeschlossen, dass dieser wichtige Charakter der Flechten nur ein einziges Mal erworben sei, weil an dem polyphyletischen Ursprunge der Flechten nicht gezweifelt werden kann. Giebt man diesen polyphyletischen Ursprung zu, so haben wir in den Flechten ein eminentes Beispiel dafür, dass identische Anpassungscharaktere in phylogenetisch getrennten Reihen erworben werden, dass eine, zu einer wichtigen biologischen Function im günstigsten Anpassungsverhältniss stehende Gestalt eine stabile Gleichgewichtsform bildet, gegen welche hin verschiedene Entwickelungsreihen solange tendiren, bis sie dieselbe erreicht haben. Dass aber die charakteristischen Formen der Flechten nichts anderes sind als Anpassungen an die Aufgabe der Kohlensäurezersetzung, das unterliegt für mich nicht dem geringsten Zweifel.

Wenn es sich auch kaum entscheiden lässt, wie oft Neubildung von Flechten durch Eingehen eines Consortiums zwischen einem Pilz und einer Alge stattgefunden hat, so halte ich doch für sicher, dass die ganz überwiegende Mehrzahl der Flechten ihre Phylogenie nicht als Pilz, sondern als Consortium durchgemacht hat. Es lassen sich unter den Flechten eine Anzahl morphologischer Reihen nachweisen, für die ein phylogenetischer Zusammenhang unverkennbar ist. In der nächsten Abhandlung werden einige solcher Reihen ihre Besprechung finden. Hier mögen nur noch folgende Bemerkungen verstattet sein.

Bei den Phanerogamen machen wir die Erfahrung, dass die Arten Neigung zur Variation zeigen, sobald sie durch Samen fortgepflanzt werden, dass sich aber durch Stocktheilung, Reiser und einzelne Augen die geringfügigsten Rassen vermehren und dabei unverändert erhalten lassen. So können wir bei der Vermehrung durch Oculiren und Pfropfen die Tausende von Kulturformen des Pirus communis und Malus constant erhalten bis in das Unbegrenzte, während bei der Aussaat durch Kerne immer neue Varietäten entstehen. Dass die Sexualität hierbei einen Einfluss ausübe, muss zweifelhaft erscheinen. Wenigstens sehen wir einige Pflanzen, die sich nur durch ungeschlechtliche Keimzellen fortpflanzen, gleichfalls in bemerkenswerther Weise variiren, so unter den Hymenomyceten, z. B. Agaricus emeticus; ferner

Saccharomyces cerevisiae u. a. Es scheint also für das Eintreten von Variation erforderlich zu sein, dass der betreffende Organismus seine Eigenschaften auf ein neu aus ihm entstehendes Individuum durch Vermittelung einer Keimzelle überträgt, dass er seine gesammten Eigenschaften gleichsam in einer Durchgangszelle concentrirt, bei deren Vermehrung diese Eigenschaften sich dann wieder ausbreiten, und hierbei kommt es zur Variation. Das Aufgehen der ganzen Pflanze in eine einzige Keimzelle — bei den Phanerogamen in das Ei — scheint danach die Rassenmerkmale zu lockern, zu labilisiren und damit zur Vorbedingung der Variation zu werden. Aber nur bei vorhandener Variation ist phylogenetische Fortentwickelung möglich.

Bei den Flechten werden wir daher Variation und phylogenetische Entwickelung voraussichtlich nur bei der Fortpflanzung durch Sporen[1]) und Gonidien zu erwarten haben. Die Soredien dagegen verhalten sich wie Augen, die der Gärtner beim Oculiren einsetzt. Wenn bei den Flechten die Verhältnisse ähnlich liegen, wie bei den Phanerogamen, so würde man von den Soredien nur eine Vermehrung ohne Variation anzunehmen haben, die Soredien würden daher nicht Träger der phylogenetischen Entwickelung gewesen sein können. Man würde sogar zu der Vorstellung gelangen, dass alle die Arten, die sich in der Gegenwart nur durch Soredien fortpflanzen, dadurch im höchsten Grade stabilisirt sein müssen, was natürlich nicht ausschliesst, dass Arten, wie z. B. Cladonia fimbriata, einen weit gehenden Polymorphismus besitzen, aber es würde ausgeschlossen sein, dass aus Cladonia fimbriata, sofern sie sich wirklich nur durch Soredien fortpflanzen sollte, jemals durch Variation eine andere Rasse zu entstehen vermöchte.

Wir werden in der Phylogenie, sofern wir sie causal zu verstehen suchen, immer die Anpassung an die Lebensbedingungen, die unbekannte Ursache, welche der progressiven oder auch regressiven Entwickelung die Richtung verleiht, und die Variation nebeneinander zu berücksichtigen haben. Die Variation sehen

---

1) In diesem Falle dürften die mehrzelligen Sporen sich den einzelligen gleich verhalten; es sind anatomisch zusammenhängende Keimzellen, die aus einer Mutterzelle hervorgingen.

wir sich äussern in einer Schwankung der morphologischen und der chemischen Eigenschaften. Beide Schwankungen können verbunden auftreten oder scheinbar unabhängig von einander sein.

Die chemische Variation im Pflanzenreiche, die auch gerade bei den Flechten von Bedeutung ist, harrt leider immer noch einer umfassenderen Bearbeitung. An und für sich liegt die Annahme nahe, dass chemische Variation der morphologischen vorausgeht, allein Sicheres wissen wir darüber nicht. Ich möchte bei dieser Gelegenheit nur auf Folgendes hinweisen.

Die Variation äussert sich nicht nur in kleinen Verschiedenheiten der von einer Mutterpflanze stammenden Individuen, sondern auch der homologen Theile eines Individuums. So sind die Blätter eines Baumes alle unter sich ein wenig verschieden. Wenn wir die Früchte eines feinen Tafelapfels, die alle von einem Baume gepflückt sein mögen, genau durchmustern, so können wir unter denselben eine Anzahl auslesen, die in der Form so genau miteinander übereinstimmen, dass sich keine erheblichen Unterschiede mehr finden. Dennoch zeigen alle diese Früchte erkennbare Verschiedenheit im Geschmack und in der Farbe; das deutet auf chemische Verschiedenheit hin, da die Zunge und der Farbensinn chemische Reagentien von äusserster Empfindlichkeit sind. Hiernach tritt also chemische Variation auf, wo morphologische noch nicht erkennbar ist, und dies Beispiel möchte der Unterscheidung von Flechtenarten nach chemischen Reactionen, die neuerdings in bedeutender Ausdehnung stattfindet, zur Rechtfertigung dienen. Weiter ist von erheblichem Interesse, dass die Flechten sich von den Pilzen in der chemischen Zusammensetzung unterscheiden, was ein wichtiges Argument für die Auffassung bildet, dass die meisten Ascolichenen seit langen Zeiträumen von den Pilzen abgezweigt, eine selbstständige Phylogenie durchgemacht haben.

Wieweit im Allgemeinen bei den Anpassungscharakteren des Flechtenthallus es sich um Wirkung der natürlichen Züchtung oder um erworbene und dann vererbte Eigenschaften im Sinne Spencer's handelt, lässt sich vor der Hand noch nicht discutiren; nur wird anzunehmen sein, dass, wenn es einer Flechte gelungen ist, die als Gonidien dienende Algenart zu wechseln, damit ein Schritt gethan ist, welcher auf die Formänderung fördernd ein-

zuwirken vermag, ein stabil gewordenes morphologisches Gleichgewicht wieder labilisiren kann. Kann, aber nicht muss. Während die Basidiolichenen ein interessantes Beispiel dafür liefern, dass dem Algenwechsel ein bedeutender Formwechsel der ganzen Flechte folgt (Cora-Dictyonema), zeigt andererseits ein Vergleich der Arten von Sticta und Stictina, von Peltidea und Peltigera, dass bei Vorhandensein sehr verschiedener Gonidien dennoch der allgemeine Typus der Arten sich gleich bleibt. Man könnte versucht sein, zu glauben, dass die geringfügigen Unterschiede zwischen gewissen Sticta- und Stictinaarten vielleicht nur darauf beruhen, dass eine Stictaspore bei der Keimung einmal mit blaugrünen Algen in Verbindung trat und somit zu einer Stictina wurde, und dass sie facultativ wieder zu einer Sticta werden könnte. Ich werde später auf diese Frage zurückzukommen haben.

Wenn ich auch eine weitere Erörterung der Erscheinung des Algenwechsels mir vorbehalte, möge hier noch auf zwei Beobachtungen von Forssell hingewiesen sein. In beiden Fällen scheint ein und derselbe Ascomycet mit einer grünen und einer blaugrünen Alge ein Consortium eingehen zu können. (Vergl. Forssell, Lichenologische Untersuchungen in Flora 1884, S. 1 ff.) Der erste Fall betrifft Solorina crocea. Diese Flechte besitzt normal grüne Gonidien. Forssell theilt nun Folgendes darüber mit:

„Im Zusammenhang hiermit mag erwähnt werden, dass in Exemplaren von S. crocea aus Ostindien, welche übrigens keine Verschiedenheiten von dieser Art zeigten, — sie waren noch steril — nur blaugrüne Gonidien vorkamen. Nicht einmal im äussersten Rand des Thallus waren die geringsten Spuren gelbgrüner Gonidien zu entdecken. Die blaugrünen Gonidien konnte man demnach hier nicht als Cephalodien bildend auffassen. Bei Solorina crocea kann also das Gonidiallager bald aus gelbgrünen, bald aus blaugrünen Gonidien bestehen. Leider habe ich nicht Gelegenheit gehabt, irgend welche entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen dieser eigenthümlichen Form zu machen."

Die zweite Beobachtung Forssell's bezieht sich auf Lecanora (= Psoroma) hypnorum. Diese Art vermag neben den normalen gelbgrünen auch blaugrüne Thallusschuppen zu bilden, indem

die Hyphen des Pilzes blaugrüne Algen umspinnen. Solche Nostoc-Colonien werden neben grünen Algen schon von den Keimfäden der Sporen durchwachsen.

Höchst interessant sind auch Bonnier's Versuche, Moosprotonemen in Aussaaten von Flechtensporen als Gonidien zu verwenden.

Es gelang Bonnier (Revue générale de botanique I, S. 165 ff., Taf. 8) Flechtensporen in Verbindung mit Moosprotonemen zur Keimung zu bringen, wobei die Hyphen den Moosvorkeim netzartig überzogen, so dass Coenogonium-artige Gebilde entstanden. Die Keimhyphen von Lecidea vernalis umstrickten die Protonemafäden von Mnium hornum ganz wie Algen, der Vorkeim schwoll an den Angriffspunkten kugelig auf, und diese Anschwellungen wurden durch eine Scheidewand vom Moosfaden abgetrennt. Mit Ausnahme dieser Anschwellungen verschwanden nach 3 bis 4monatlicher Kultur alle Reste des Vorkeims, die Anschwellungen aber konnten auf Sand zur Weiterentwickelung und zur Ausbildung eines neuen, aber nunmehr hyphenfreien Protonemas gebracht werden. Uebrigens gingen die Flechtenhyphen immer bald zu Grunde und brachten es in keinem Falle zur Entwickelung von Früchten.

Wenn somit die künstliche Ernährung eines Flechtenpilzes durch parasitische Nahrungszufuhr seitens einer grünen Pflanze vor sich gehen kann, so war es Möller (Ueber die Kultur flechtenbildender Ascomyceten ohne Algen, Münster 1887) schon vorher geglückt, in Nährlösungen auf Objectträgern die Sporen einer Reihe von Krustenflechten zum Keimen zu bringen und daraus einen Thallus zu erziehen. Bei Aussaat der Sporen von Lecanora subfusca entwickelte sich in der Nährlösung zunächst ein Mycel von kreisförmigem Umriss. Später erhoben sich aus der Mitte dieses Mycels einzelne Fäden in die Luft, durch deren Vermehrung ein kleiner undurchsichtiger, weisser Thalluskörper entstand, der nach drei Monaten den Durchmesser von 2 mm erreichte und, abgesehen von den Gonidien, alle wesentlichen Theile des Thallus von Lecanora subfusca zeigte: eine Rindenschicht an der Oberseite von 0,21 mm Dicke, ein Mark von 0,50 mm Dicke, darunter und am Rande ein lockerer Hypothallus. Bei Pertusaria communis und Thelotrema lepadinum

wurde ein eigentlicher Mycelzustand übersprungen, die in Nährlösung aus den Sporen entwickelten Hyphen bildeten nach drei Monaten einen 4—6 mm breiten und 1—2 mm dicken Thallus mit scharfer Sonderung von Rinde und Mark. Graphis scripta lieferte auf sterilisirten Sägespähnen Thalluskörper von 12 mm Breite und 6 mm Dicke mit Differenzirung von Rinde und Mark, die im gewöhnlichen hypophlöodischen Thallus gar nicht vorkommt. Aus den Sporen der Verrucaria muralis entstanden nach 3—4 Monaten Thalluskörper von 15 mm Durchmesser und 3—4 mm Dicke, die Dicke der Rindenschicht betrug 0,2 bis 0,3 mm. Bei Buellia punctiformis und Caliciumarten wurden die Thalli sowohl aus Ascosporen wie aus Pycnoconidien gezogen. Die Kulturen von Calicium parietinum, sowohl die aus Sporen wie die aus Conidien entstammenden, lieferten auf den Objectträgern nach vier Wochen Thalluskörper von 10—20 mm Länge, 10 mm Breite und 1 mm Dicke, an denen nach sechs Wochen Pycniden mit keimfähigen Conidien entstanden. Ein weniger gefördertes Wachsthum zeigten die Kulturen von Calicium trachelinum und Calicium curtum.

Auffallend ist in diesen Kulturen die excessiv üppige Entwickelung, die der Thallus z. B. von Graphis scripta, Verrucaria muralis, Calicium parietinum erreichte. Man hat den Eindruck, dass es sich bei Anwendung der künstlichen Nährlösung um eine Art von Mästung handelte, die durch die ärmeren Nährböden der Natur niemals erreicht wird. — In Bezug auf die drei in Kultur genommenen Calicien ist übrigens zu bemerken, dass sie zu denjenigen Arten dieses Genus gehören, welchen die Autoren den Besitz eines eigentlichen Flechtenthallus absprechen, und die daher auch von Rehm[1]) zu den Pilzen gestellt worden sind.

Durch die Versuche Möller's ist die Möglichkeit, Flechtenpilze ohne Mitwirkung grüner Zellen, also saprophytisch, zu kultiviren, im Princip festgestellt. Freilich bleibt zu bedauern, dass die Kulturen nicht bis zur Production von Apothecien fortgesetzt worden sind. Auch gehören die Flechten, deren saprophytische Kultur durchgeführt werden konnte, zu den Formen mit unvollkommenem Thallus. Von grösstem Interesse würde

1) In Rabenhorst's Kryptogamenflora, Pilze, S. 401 ff.

es sein, solche Kulturen mit den Pilzconsorten hoch entwickelter Flechten zu versuchen, wie Physcia ciliaris, Usnea florida oder gar Sphaerophoron coralloides mit der Sonderung seines Thallus in Stengel und Blatt. Bei diesen Typen würde es sich fragen, ob der künstlich ernährte Thallus des Pilzconsorten die gleiche Gestalt annähme, wie die zugehörige Flechte, oder ob die Körperform nur am Consortium haftet, was allerdings wohl kaum anzunehmen ist. Aber die Möglichkeit ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass der Pilz von Sphaerophoron in der Kultur nur etwa einen ähnlichen Thallus liefern würde, wie der von Lecanora subfusca oder Graphis scripta. Es könnten auf diesem Wege, wenn er gangbar sein sollte, wichtige Fragen über die Entstehung der Pflanzengestalten ihre experimentelle Lösung finden.

Wie dem aber auch sein mag, ich möchte nur hervorheben, dass bis jetzt nicht ein einziger Fall bekannt wurde, aus dem geschlossen werden könnte, dass in der Gegenwart ein als Consors in den Ascolichenen vorkommender Pilz auch unabhängig vom Consortium in der Natur zu existiren vermöchte. Kein Flechtenpilz ist bisher im frei lebenden Zustande beobachtet worden — abgesehen von den Basidiolichenen —, und es hat demnach den Anschein, dass alle Pilze, aus denen sich Flechten entwickelt haben, als Pilze zu Grunde gegangen sind. — —

Die nachfolgenden Abhandlungen sind der vergleichenden Morphologie der Flechten gewidmet. Ich werde mich bemühen, die beiden von mir in der vorigen Abhandlung aufgestellten Hauptsätze eingehend zu begründen: Erstens, dass die Körperform der Flechten an die Kohlensäureassimilation angepasst ist, wie der Fisch an's Schwimmen und der Vogel an's Fliegen; und zweitens, dass die Flechten eine selbstständige, von derjenigen der Pilze gesondert verlaufene Phylogenie durchgemacht haben. Aus beiden Gründen ist es verkehrt, die Morphologie der Flechten einfach in die Morphologie der Pilze einzwängen zu wollen; wer aber die Laub- und Strauchflechten für echte Pilze erklärt, der möge auch nur getrost die Vögel als „echte Reptilien mit Federn“ bezeichnen.

Wir können uns einen Zustand der Erde vorstellen, in dem es noch keine Flechten gab, sondern nur Ascomyceten und

diejenigen Algen, welche als Flechtengonidien bekannt sind. Diese Algen sind also wahrscheinlich sehr alt, älter als die ältesten Flechten. Die als Phylembryonen der Flechten dienenden Pilze besassen ihre eigenartige Gestalt, welcher diejenige der ältesten und der unvollkommensten Flechten noch nahe steht; im Thallus der vollkommeneren Flechten gelangt aber nicht mehr der Pilz, sondern das assimilirende Consortium zum Ausdruck, darum besitzen die Flechten auch ihre eigene, über die der Pilze hinausragende Morphologie. Gewiss ist für einzelne Theile der Flechte der Pilz massgebend, so für die Apothecien, die Pycniden und manche Gewebe; aber im Habitus, in der Thallusform spricht das Consortium zu uns, hier haben wir es mit Anpassungscharakteren zu thun, die nur das Consortium erwerben konnte. Daher kommt es auch, dass die gleichen oder ähnliche Thallusformen in verschiedenen Gruppen der Flechten sich wiederholen können, dennoch sind sie auch für die Systematik nicht ausser Acht zu lassen. Sind doch auch bei den Blüthenpflanzen die Laubblätter, also die ausgesprochensten Anpassungsgebilde, oft in grossen Gruppen von sehr constanter Gestalt, ich erinnere nur an die Blätter der Cycadeen, der Cupressineen, der Gräser, der Bromeliaceen, der Scitamineen, der Palmen, der Nymphaeaceen, an die Cacteen und die Lemnaceen. So wird auch bei der Classification der Flechten neben der Frucht der Thallus mit berücksichtigt werden müssen.

Nach meinem Dafürhalten hat in dem gegenwärtigen Entwickelungsstadium der Botanik die Morphologie nur Anspruch auf lebhafteres Interesse, wenn sie physiologisch oder phylogenetisch ist; das Stadium der „reinen" Morphologie liegt hinter uns. Natürlich können wir die Endziele der Forschung, die Theile der Pflanze als Organe zu erklären oder aus ihrer Gestalt auf den genetischen Zusammenhang der Formen zu schliessen, in vielen oder den meisten Fällen erst anstreben, ohne sie zu erreichen. Wenn wir so der natürlichen Verwandtschaft der Flechtengattungen nachspüren, werden wir, wie es auch in der vergleichenden Sprachlehre geschieht, häufig in die Lage kommen, auf das Vorhandensein einstmaliger, alter, jetzt ausgestorbener Wurzeln und Stämme zu schliessen, auf untergegangene Phylembryonen in der oben erläuterten Anwendung dieses Wortes.

Ein anderes Mittel der Untersuchung als die Vergleichung haben wir leider nicht, die Paläontologie lässt uns hier gänzlich im Stiche; darum werden die mit diesem Mittel gefundenen Erkenntnisse auch immer nur einen relativen Werth besitzen, und wir werden uns mit solcher Ausbeute begnügen müssen, falls wir nicht auf die Bearbeitung des Problems überhaupt verzichten wollen, wofür ich keinen Grund einsehe.

Die phylogenetische Morphologie steht in enger Beziehung zur Systematik. Sie soll der Wissenschaft das Material liefern für das wirklich natürliche Pflanzensystem der Zukunft. Umgekehrt haben die Systematiker in ihren mannigfaltigen Versuchen zu klassificiren oft genug unbewusst phylogenetische Morphologie getrieben.

Im natürlichen System einer Pflanzenklasse sollten die ältesten Merkmale dienen zur Abgrenzung der Hauptabtheilungen, die nächst ältesten zur Abgrenzung der Familien, die jüngeren zur Definition der Gattungen und Arten. Wenn man nur immer wüsste, welche Merkmale älter und welche jünger sind! Aber gerade dadurch sind die Flechten so interessant, weil bei ihnen sich das relative Alter der Charaktere bis zu einem gewissen Grade feststellen lässt; wenigstens dann, wenn man mir zugiebt, dass die Flechten die Gestalt ihres Thallus nicht von ihren Pilzahnen ererbt, sondern erst als Consortium erworben haben. Dann wird man die in der Gestalt des Thallus liegenden Merkmale als die jüngeren ansehen müssen, während die Askusfrüchte, welche die Pilzahnen schon besassen, entschieden die älteren morphologischen Gebilde sind, die an Alter wohl nur noch von den Pilzhyphen selbst übertroffen werden. Aus diesem Grunde schon wird man im natürlichen System der Flechten die grossen Hauptgruppen nach den Früchten, nicht aber nach der Gestalt des Thallus unterscheiden müssen, während der Thallus erst für die untergeordneten Kategorien in Betracht kommt. Damit ist aber keineswegs gesagt, dass die Früchte nicht mit dem und in dem Flechtenconsortium noch variirt hätten. Im Gegentheil, das haben sie ganz sicher gethan! Während z. B. das lecideine Apothecium von den Pilzen überkommen ist, wo es sich bei den

Patellariaceen bereits ganz wie bei den Flechten ausgeprägt findet, ist das lecanorine Apothecium erst von den Flechten erworben, seine Bildung wird erst möglich mit dem Zustandekommen des Consortiums. Insbesondere haben die Sporen bei den Flechten noch mindestens ebenso sehr variirt, als bei den Ascomyceten, und diese vielen Abwandelungen der Flechtensporen sind noch darum interessant, weil sie zeigen, dass rein morphologische Merkmale im Sinne Nägeli's auch von relativ jungem Alter sein können; zu diesen morphologischen müssen wir die Merkmale der Sporen rechnen, weil wir in ihren Abänderungen keine besonderen Nutzeffecte für die Pflanze, mithin keine Anpassungen nachzuweisen vermögen. Dadurch wächst aber auch die Schwierigkeit, in der Morphologie der Flechten zwischen den von den Pilzen überkommenen Urcharakteren und den erst vom Consortium erworbenen, spezifischen Flechtencharakteren zu unterscheiden. Immerhin unterliegt die Form der Früchte weit geringeren Abänderungen, als die Gestalt des Thallus. Man wird daher von vorne herein geneigt sein, den ersteren die leitenden Merkmale für das System zu entlehnen. Leider fehlt es zur Zeit noch an einer zufriedenstellenden, vergleichenden Morphologie der Flechtenfrucht.[1])

Die Flechten bieten auch Material, um die Nägeli'sche Vervollkommnungshypothese zu prüfen. Die Discomyceten, von denen die scheibenfrüchtigen Flechten abstammen, haben es in ihren Vegetationsorganen nicht über ein spinnwebenartiges, im Substrate wucherndes Mycelium hinaus gebracht. Ihre Typen sind älter als die der Flechten; fehlte ihnen der Drang zur Vervollkommnung? oder blieb er in ihnen latent? Das Mycelium zeigt so geringfügige Verschiedenheit, dass man Gattungen und Arten nur nach den Apothecien und Sporen zu definiren vermag. Sobald aber ein solcher Pilz das Consortium mit einer Alge geschlossen, beginnt für den Thallus der neuen Pflanze die Möglichkeit morphologischen Aufschwungs, der schliesslich zu Formen wie Peltigera und Sticta, Usnea und Sphaerophoron

---

1) Ein tüchtiger Anfang hierzu ist gemacht von Hedlund in seiner Abhandlung: Kritische Bemerkungen über einige Arten der Flechtengattungen Lecanora, Lecidea und Micarea. Stockholm 1892, S. 12 ff.

hinführt. Ward der Vervollkommnungstrieb durch die Entstehung des Consortiums erst geweckt? Blieb er dann sogleich wieder stecken in den Gattungen mancher Krustenflechten, um in anderen, wie z. B. Cladonia, sich mächtig zu regen? Ich glaube kaum, dass das Verhalten der Flechten und die vergleichende Morphologie des Flechtenthallus jenem Vervollkommnungsprincip zur Stütze gereichen werden. Immer von Neuem wird man durch sie auf das Princip der Anpassung hingeführt, und die aufsteigend sich vervollkommnende Reihe von der Kruste zur Laub- und zur Strauchform erklärt sich zwangsloser aus einer gesteigerten Anpassung an Raum, Licht und Kohlensäure. Und wenn diese Steigerung in der Differenzirung und Vervollkommnung der Gestalt ein gewisses Maass nicht übersteigt, wenn die Flechten, wie an den Formenkreis, so auch an die Grösse der Florideen gebunden bleiben, so theilen sie eben dies Verhalten mit anderen Pflanzengruppen, auch mit den Moosen. Die Mannigfaltigkeit der Körperformen aber zeigt, dass es zahlreiche Optima der Anpassung giebt, darin erblicke ich ein morphologisches Grundgesetz der Organismen. Nehmen wir mit Darwin an, dass die Selection die wirksamste gestaltende Ursache war, so mussten schliesslich so viele (relativ) constante Arten sich bilden, als Optima der Anpassung möglich sind.

Die künftige Systematik der Flechten wird ausser den Beziehungen der Flechtenformen zu einander auch das Verhältniss der Flechtentypen zu denjenigen Pilzen in's Auge zu fassen haben, von denen sie abstammen. Bei den Discomyceten z. B. besteht die ganze Pflanze aus dem Mycelium und der Frucht. Bei den Discolichenen hingegen schiebt sich zwischen Mycelium und Frucht noch der Flechtenthallus ein. Da nun die Discolichenen sich zweifellos aus Discomyceten entwickelt haben, wird man zur Auffindung der unmittelbaren Berührungspunkte zwischen beiden Pflanzengruppen zunächst nur die Flechten mit unvollkommen entwickeltem Thallus mit den in Betracht kommenden Pilzgattungen zu vergleichen brauchen, weil die vollkommneren Flechtenthalli nicht unmittelbar aus Discomyceten hervorgegangen sein können. Bei der Gruppirung der Flechtengattungen wird darauf zu achten sein, ob ein Merkmal von den Pilzahnen überkommen oder von den Flechten neu erworben ist.

Erworben sind durchweg die Merkmale des Thallus mit Ausnahme gewisser Eigenschaften der Hyphen, die überkommen sein können; sicher überkommen ist das Apothecium, allein es bleibt für den Einzelfall festzustellen, inwiefern seine Merkmale noch im Zusammenhang des Consortiums variirt haben. Durch den Eintritt in das Consortium sind sicher manche der von den Pilzen überkommenen Organe wieder labilisirt und zum variiren geeignet gemacht worden, ich brauche nur an die Sporen zu erinnern und daran, dass die Apothecien von Lecanora, Parmelia, Sphaerophoron u. s. w. von den Discomyceten garnicht gebildet werden konnten. Dies alles sind Gesichtspunkte, denen sich künftig kein Systematiker entziehen darf, will er nicht auf das Ziel, zu einem wirklich natürlichen Flechtensystem zu gelangen, überhaupt Verzicht leisten.

Die nachstehenden Blätter sind nicht darauf berechnet, unsere Kenntnisse von den Flechten durch neue Thatsachen zu bereichern. Sie sind hervorgegangen aus Studien über die Formenwelt der Flechten, die mich mit Unterbrechungen seit vielen Jahren beschäftigt haben. Diese Studien wurden unternommen, um mich über jene so interessanten Gewächse eingehender zu informiren. Dabei erkannte ich mit wachsendem Erstaunen, wie wenig Notiz die allgemeine Botanik von den grossen, oft geradezu bewunderungswürdigen Arbeiten der Lichenologen bisher genommen hat, und dass hier manches nachzuholen ist. Je mehr ich selbst in das Gebiet eindrang, ward ich zu eigenen Betrachtungen über den Zusammenhang der Formen angeregt, ein Theil derselben liess sich schärfer gestalten, und diese Gedanken sind es, welche ich in der folgenden Abhandlung skizzirt habe.

IV.

Skizzen zu einer vergleichenden Morphologie des Flechtenthallus. Caliciaceen. Lecideaceen. Graphidaceen.

Mit 74 Zinkätzungen.

Die nachfolgende Darstellung musste sich an eins der gangbaren Flechtensysteme anlehnen. Ich habe dazu das System von Tuckerman[1]) gewählt, weil es unter den vorhandenen mir das am meisten natürliche zu sein schien. Wainio[2]) hat nach Tuckerman weitere Fortschritte in der Richtung auf ein wahrhaft natürliches Flechtensystem gethan und manche, wie ich glaube, glückliche Combinationen getroffen. Allein das System Wainio's liegt uns erst unvollständig vor, und abschliessend ist es noch nicht, darum folge ich im Allgemeinen der Classification Tuckerman's.

Tuckerman theilt die Flechten in folgende Tribus: 1. Parmeliacei. 2. Lecideacei. 3. Graphidacei. 4. Caliciacei. 5. Verrucariacei. Diese Eintheilung bildet auch die Disposition meiner Arbeit, nur bespreche ich die Tribus in anderer Reihenfolge als Tuckerman, und hinsichtlich der inneren Gliederung derselben behalte ich mir völlige Freiheit vor.

Im Interesse derjenigen Botaniker, die sich nicht eingehender mit Flechten beschäftigt haben, schien mir eine Ausstattung der Arbeit mit zahlreichen Abbildungen zu liegen: dagegen habe ich auf alle weitläufigen Beschreibungen und ausführliche Citate verzichtet, sie mögen in den systematischen Werken nachgesehen werden. Die Zeichnungen sind zum ganz überwiegenden Theil nach Exemplaren des Kieler Universitätsherbariums hergestellt worden, und gereicht es mir an dieser Stelle zur angenehmen Pflicht, den Herren, die durch ihr Entgegenkommen mich in den Stand setzten, diese Flechtensammlung zusammenzubringen, oder die mich durch Zusendung werthvoller Exemplare ihrer Herbarien unterstützten, hier nochmals meinen herzlichen Dank auszusprechen. Ich nenne namentlich die Herren: Arnold, Branth, Farlow, von Fischer-Benzon, Th. Fries, Hariot, Hedlund, J. Müller Argov., Sandstede, Stizenberger, Wainio, Warming, Zahlbruckner. Zu besonderem Danke verpflichtet bin ich aber Herrn Dr. O. V. Darbishire, Assistent am botanischen Institute zu Kiel, für seine unermüdliche Hilfe bei Herstellung der Präparate und Vorbereitung der Zeichnungen, deren künstlerische Ausführung Herrn Maler Fürst übertragen wurde.

---

1) Genera lichenum (1872): Synopsis of the north american lichens (1882 ff.).

2) Etude sur la classification naturelle et la morphologie des lichens du Brésil (1890, citirt als Wainio, Brasil.).

A. Caliciaceen [1]).

Tuckerman's Caliciaceen decken sich dem Umfange nach mit G. F. W. Meyer's Ordnung der Coniocarpi und den Epiconiodei in Nylander's Synopsis; auch Wainio betrachtet sie als eine in sich geschlossene Gruppe, für welche er den Meyerschen Namen wieder herstellt.

Nach meinem Dafürhalten bilden die Caliciaceen eine der natürlichsten und am schärfsten begrenzten Familien der Flechten. Sie sind dadurch ausgezeichnet, dass ihre Wurzeln sich bis in die Klasse der Pilze hinein verfolgen lassen, dass sich für diese Flechtenfamilie ein polyphyletischer Ursprung nachweisen lässt, und dass der Thallus in der Stufenleiter der Caliciaceen sich von der Krustenform bis zu den vollkommensten Gestalten entwickelt, die bei den Flechten überhaupt vorkommen.

Das Merkmal, welches die ihrem Habitus nach so verschiedenen Gattungen der Caliciaceen zu einer systematischen Einheit verbindet, liegt in der Frucht. Es besteht darin, dass die Asci zur Zeit der Sporenreife verschwinden und die Sporen mit den meist verlängerten Paraphysen zu einer Masse verkleben, für die Acharius den Ausdruck Mazaedium gebraucht; die älteren Lichenologen glaubten, dass die Sporen gar nicht in Schläuchen gebildet würden. Diese Auflösung der Schlauchwände mit der Sporenreife kommt bei den übrigen Flechten nicht vor, sie muss daher als das definirende Merkmal der Caliciaceen angesehen werden.

Ein Theil der Caliciaceen aber gehört zu den echten Pilzen, da ihr vegetativer Theil, d. h. ihr Thallus, sich nicht über die Stufe eines fadenförmigen, gonidienlosen Myceliums erhebt. Diese zu den Pilzen gehörigen Caliciaceen, die ich zur schärferen Unterscheidung Protocaliciaceen nennen will, sind, soweit sie dem Gebiete der deutschen Flora angehören, in trefflicher Weise von Rehm [2]) bearbeitet worden.

---

1) Ausser den bekannten Handbüchern sind zu nennen: Neubner, Beitr. z. Kenntn. d. Calicieen (1883) und Neubner, Untersuchungen über den Thallus u. d. Fruchtanfänge der Calicieen (1893). Citirt als Neubner I u. II.

2) Rabenhorst's Kryptogamenflora, Abth. Pilze, S. 382 ff.

Folgende Genera von Protocaliciaceen werden von Rehm, l. c., unterschieden: Caliciopsis, Sphinctrina, Cyphelium, Stenocybe, Calicium, Acolium, Coniocybe. Die drei letzteren sind gleichlautend mit correspondirenden Flechtengattungen, ich möchte darum mit Wainio[1]) vorschlagen, ihre Namen in Mycocalicium und Mycoconiocybe umzuändern. Ob es aber gerechtfertigt ist, die von Rehm aufgeführten drei Acolien: A. sessile, ocellatum und montellicum als ein besonderes Genus Mycacolium zu unterscheiden, ist mir zweifelhaft und bedarf fernerer Untersuchungen, da alle drei Arten Parasiten auf den Thalli von Krustenflechten sind.

Ueberhaupt wäre eine auf vergleichend-anatomische und entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen sich stützende, monographische Bearbeitung dieser ganzen Gruppe von Organismen dringend zu wünschen, und es würde mich freuen, wenn ich dazu die Anregung geben könnte. Es ist nach den bisher in der Literatur vorliegenden Angaben noch keineswegs möglich, zu entscheiden, welche von den bei Rehm aufgeführten Calicieen wirklich von den Flechten auszuschliessen sind. Man kann sich die Aufgabe leicht machen, indem man sagt: jede Art, die des eigenen Flechtenthallus, d. h. eigener Gonidien, entbehrt, ist zu den Pilzen zu stellen; und wenn der Florist bei dem derzeitigen Stande unserer Kenntnisse so verfährt, finde ich dies vollkommen correct. Ein wissenschaftlicher Abschluss ist aber damit nicht erreicht; denn eine parasitische Art kann sich ebenso gut aus einer Protocaliciee wie aus einer wirklichen Caliciee im oben definirten Sinne entwickelt haben, das letztere ist in vielen Fällen das Wahrscheinliche. Stellt die genauere vergleichende Untersuchung die engere Verwandtschaft eines der Parasiten mit einer der Flechtenformen fest, muss man ihn morphologisch von dieser ableiten, so würde es mir richtiger scheinen, den thalluslosen Parasiten zu den Flechten zu stellen; während er sicher zu den Pilzformen gehört, wenn seine phylogenetische Ableitung von einer der letzteren gelingt. Nur die Einzeluntersuchung kann hier entscheiden.

Wenn ich unter den zum Typus der Calicieen gehörigen

---

1) Brasil. II, p. 182: Mycocalicium parietinum Wainio.

Pflanzen die wirklich saprophytischen als Protocaliciaceen zu den Pilzen rechne, so ist auch dies Verfahren nicht ganz frei von Willkür. Ist es doch a priori nicht ausgeschlossen, dass aus einer echten Krustenflechte sich einmal ein saprophytisch lebender Ascomycet ohne jede Spur von Flechtenthallus entwickelt haben könne; und mein oben angewandter Grundsatz der Unterscheidung, der sich auf das phylogenetische Verhältniss stützt, käme damit in's Gedränge. Allein bis jetzt wissen wir von keinem Falle, in dem die Ableitung eines Ascomyceten von einer Ascolichene sich durchführen liesse, und bis auf Weiteres wird es daher richtig sein, die saprophytisch vorkommenden, thalluslosen Arten von den Caliciaceen abzuzweigen und zu den Pilzen zu stellen.

Die Protocaliciaceen scheinen einen alten Stamm der Discomyceten zu bilden, dessen nähere Verwandtschaft noch der Ermittelung harrt. Rehm stellt sie als Unterfamilie zu den Patellariaceen, doch das ist nur ein Verlegenheitsplatz, es fehlt an den erforderlichen Bindegliedern, um eine Verwandtschaft der beiden Gruppen ausser Zweifel zu stellen. Typus und Bau der Protocaliciaceen sind so eigenartig, dass an einer einheitlichen Wurzel derselben nicht zu zweifeln ist, der Ursprung dieser gemeinsamen Wurzel ist aber dunkel. Dagegen steht es fest, dass die eigentlichen Caliciaceen, d. h. die Flechten dieses Typus, sich polyphyletisch aus den Protocaliciaceen entwickelt haben.

Ich bin geneigt, zu glauben, dass unter den in der Gegenwart noch existirenden und bekannten Protocaliciaceen das Genus Mycocalicium dem ursprünglichen Typus nahe steht, da sich die übrigen Genera aus demselben ableiten lassen. Der eigenthümliche Bau des Gehäuses, der lange Fruchtstiel sind für die Gattung charakteristisch. Unter den von Rehm aufgeführten Arten sind Mycoc. curtum, salicinum und parietinum echte Saprophyten, während dies für Mycoc. trabinellum nicht ganz so sicher ist. Ebenso scheint Mycoconiocybe nivea saprophytisch zu leben; bemerkenswerth ist die als Roesleria pallida beschriebene Form, die an den Wurzeln des Weinstocks bis 1 m tief unter dem Boden vorkommt, also auch Parasit des Weinstocks sein könnte (vergl. Rehm, l. c., S. 327).

1. *Mycocalicium.*

Es dürfte gerechtfertigt erscheinen, wenn ich meiner Besprechung der echten Caliciaceen in Fig. 9 eine Darstellung des Pilzes Mycocalicium parietinum vorausschicke. In *I* sehen wir eine kleine Gruppe der langgestielten Apothecien in allen Stufen der Entwickelung, die einer Planke aus etwas verwittertem Fichtenholz aufsitzen. Die oberste Schicht dieses Holzes ist von den äusserst zarten, etwa 2,5 μ dicken Mycelfäden durchzogen, die vorwiegend dem Längsverlaufe der Holzfasern folgen; schneidet man eine dünne Holzschicht herunter, so lassen sie sich deutlich verfolgen, und es ergiebt sich, dass sie nirgends mit Gonidien

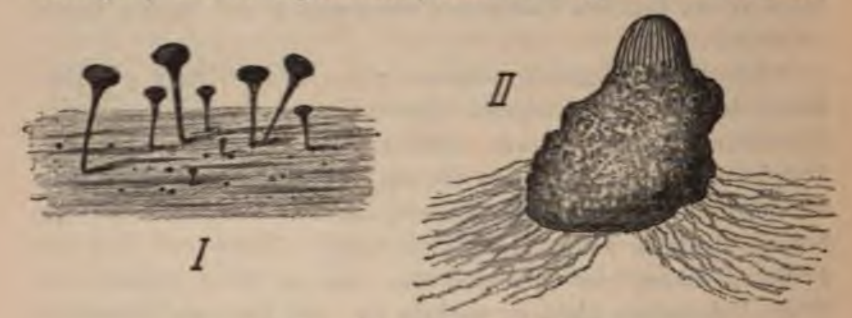


Fig. 9. Mycocalicium parietinum.
I Habitus $\left(\frac{9}{1}\right)$; *II* Primordium der Fruchtanlage $\left(\frac{300}{1}\right)$.

in Verbindung stehen. Auf dem ganzen Holzstück war kein Protococcus oder Pleurococcus zu sehen. Die ersten Anfänge der Apothecien erscheinen am Mycelium als Klumpen bräunlicher Zellen, die Hyphen schwellen etwas an und theilen sich in kurze Zellen. So entsteht eine Art von Primordium, dessen Spitze zum eigentlichen Apothecium auswächst; auch das Gewebe dieser Primordien ist völlig frei von Algen, es lässt sich nur dem Sclerotium einer Peziza vergleichen. In Fig. 9, *II* ist eine derartige Knolle mit den zugehörigen Mycelfäden und der ersten Anlage eines Apotheciums gezeichnet.

2. *Calicium.*

Im Gegensatz zu Mycocalicium besitzt Calicium einen wahren Flechtenthallus.

In Fig. 10 ist Calicium chrysocephalum gezeichnet. Der Thallus bildet auf altem Holzwerk lockere, aus einzelnen Körnern oder Warzen bestehende Krusten. Diese Thalluswarzen scheinen einem feinen, über das Substrat hinwegkriechenden Mycelium zu entspringen. Die einzelnen, Gonidien enthaltenden Warzen dürften in der Weise zu Stande kommen, wie Neubner (II) in seiner Fig. 9 es abbildet. Die älteren Thalluswarzen sind in verticaler Richtung verlängert, etwa 2—3 mal so hoch als breit, von unregelmässiger Form, mehr weniger miteinander verschmolzen. Eine Rindenschicht ist nicht vorhanden, doch finden sich die Gonidien nur in den dem Lichte zugekehrten Theilen, hier ziemlich gleichförmig verbreitet; der übrige, d. h. untere Theil der Warzen ist farblos und wird von lockerfilzigen Hyphen gebildet. Damit stimmen auch die Angaben Neubner's überein (I, S. 2 u. 6); nach diesem Autor besitzt der Caliciumthallus orthogonal-trajectorischen Bau, und bei Calicium trachelinum ist der Thallus hypophlöodisch.



Fig. 10. Calicium chrysocephalum $\left(\frac{6}{1}\right)$.

An der Basis der Thalluswarzen, frei zwischen denselben, entspringen die Stiele der Apothecien. Sie werden also nicht innerhalb der Warzen ausgebildet, sondern am Mycelium; dazu stimmt, dass Neubner (II, Fig. 8) eine exogene Entstehung der Früchte am jungen Thallus einer Caliciumart zur Darstellung bringt.

Die Gattung Coniocybe besitzt gleichfalls gestielte Apothecien und unterscheidet sich von Calicium nur durch secundäre Merkmale: die ganze Frucht ist hellfarbig bestäubt, das Gehäuse zerfällt zuletzt, die Sporen sind rundlich, einfach. Im gesammten morphologischen Verhalten steht Coniocybe etwa auf derselben Höhe wie Calicium.

3. *Acolium.*

Einen Schritt in aufsteigender Richtung thut meines Erachtens das Genus Acolium. Ich verstehe darunter, dass es den

Uebergang bildet von Calicium zu den höher entwickelten Flechten der Caliciaceenreihe.

Sonst könnte man versucht sein, Acolium für einen niedrigeren Typus zu halten, weil seine Frucht weniger differenzirt ist, als die von Calicium: ihr fehlt der Stiel, sie ist schüsselförmig, mehr weniger in die Thalluskruste eingesenkt. Allein ich halte die Verlängerung des Fruchtgehäuses von Calicium in einen Stiel, der anatomisch zu diesem Gehäuse gehört, für einen ursprünglichen Charakter der ganzen Gruppe, der mit der phylogenetischen Hervorbringung von Acolium verloren geht. Es wäre ein sehr einseitiges, durch nichts gerechtfertigtes Verfahren, wollte man bei phylogenetischen Betrachtungen stets das höher differenzirte vom einfacheren ableiten; an sich kommen in einem phylogenetischen Entwickelungsgange Regressionen in der Differenzirung so gut vor, wie Progressionen. In der Reihe der Caliciaceen aber zeigt sich, wenn wir von Calicium und Coniocybe mit gestieltem Gehäuse absehen, ein Constantbleiben der Frucht bei schrittweiser Steigerung der Differenzirung des Thallus, der bei Calicium und Acolium noch auf der untersten Stufe der Entwickelung steht.



Fig. 11. Acolium tympanellum $\left(\frac{6}{1}\right)$.

Der Thallus von Acolium entspricht demjenigen von Calicium chrysocephalum. In Fig. 11 ist ein Stückchen einer fertilen Kruste von Acolium tympanellum gezeichnet; die Thalluswarzen sind etwas flacher und breiter als bei jenem Calicium, sie hängen untereinander auch mehr zusammen; ein Durchschnitt lehrt, dass die untere Schicht gonidienlos ist, ein Mark bildet; man könnte die gonidienführende Schicht das Mantelgewebe dieses Markes nennen.

Fig. 12, *1* ist ein ähnliches Stück einer Kruste von Acolium tigillare. Die Thalluswarzen gleichen in ihrer Isolirung fast ganz denen von Calicium chrysocephalum. Auf dem Längsschnitt findet man die Gonidien parallel der Oberfläche, dabei von einer Rinde bedeckt, so dass auch bei dieser Art der Anfang einer

Heteromerie, ein Gegensatz von gonidienführendem und farblosem Gewebe hervortritt. Da in der peripherischen Lage der Gonidien eine Anpassung an die Assimilation zu erblicken ist, die vielleicht causal dadurch beeinflusst ward, dass das Licht der Ausbildung und Erhaltung der Gonidien förderlich war, so möchte ich keineswegs den Thallus der Calicieen mit dem Stroma der Pyrenomyceten vergleichen, wohl aber zeigt er in seiner morphologischen Ausprägung Anklänge an die unvollkommneren Arten der Gattung Lithothamnion.

Der Grund, welcher mich veranlasst, Acolium in der Entwickelungsreihe dieser Familie über Calicium zu stellen, liegt darin, dass die Frucht nicht zwischen den Thalluswarzen am Mycelium entspringt, sondern einer einzelnen Thalluswarze eingebettet ist. Dies tritt besonders scharf bei Acolium tigillare hervor (Fig. 12, *II*), während die flacheren Früchte von Acolium tympanellum ihr Gehäuse nur etwa bis zur Hälfte in die Thalluskruste einsenken.



Fig. 12. Acolium tigillare. *I* Stück einer fertilen Kruste $\left(\frac{4}{1}\right)$. *II* Durchschnitt durch Thallus und Apothecium $\left(\frac{30}{1}\right)$. Die Gonidien sind auf diesem, wie auf den meisten später vorkommenden Durchschnitten durch Punkte angedeutet.

Um die vollständige Entwickelungsgeschichte des Apotheciums von Acolium zu verfolgen, gebrach es mir an Material. Die jüngsten Stadien, welche ich sah, zeigten das noch farblose Gehäuse der Frucht ganz in die Thalluswarze eingesenkt, die sich über dem Scheitel des Apotheciums öffnete. Nach Ausweis solcher Bilder scheint es mir keinem Zweifel zu unterliegen, dass das Apothecium von Acolium tigillare endogen im Thallusgewebe und zwar in der unteren farblosen Schicht desselben entsteht, um die obere Schicht zu durchbrechen.

Neben Calicium und Acolium ist noch die tropische Gattung Pyrgillus zu erwähnen. Der Thallus bildet eine ausgebreitete, dünnhäutige, ziemlich homogene Kruste, einem Lithoderma vergleichbar, welcher die kurzcylindrischen Apothecien aufsitzen.

Acolium tigillare * bildet aber insofern den vergleichend-morphologischen Ausgangspunkt für die höher entwickelten Typen der Reihe, als mit der Einsenkung der Frucht in die Thalluswarzen der Anfang gemacht ist für die Erzeugung eines Thallusgehäuses, eines Excipulum thallodes, um die Frucht.

4. *Tylophoron*[1]).

Ein solches Thallusgehäuse, welches das Excipulum proprium einschliesst, dabei aber von der horizontalen Thalluskruste sich scharf abhebt, besitzt die südamerikanische Gattung Tylophoron[2]). In Fig. 13 ist eine Abbildung von Tylophoron protrudens aus Neu-Granada mitgetheilt. Der Thallus ist dünnhäutig, ausgebreitet, vom Lithodermatypus. Die Früchte sind becherförmig, mit doppeltem Gehäuse umgeben, wovon das äussere gonidienhaltig ist; es entspricht darin dem Thallusgehäuse von Lecanora, Parmelia und Thelotrema. Schon nach dem Vorkommen bei Tylophoron kann es nicht zweifelhaft sein, dass ein solches Thallusgehäuse bei den Flechten zu verschiedenen Malen entstanden ist; durch dasselbe wird eine eigentliche Flechtenfrucht hergestellt, die kein Pilz gebildet haben kann, im Gegensatz zu den Pilzfrüchten, welche die verschiedenen Flechtenstämme von den echten Pilzen überkommen haben.

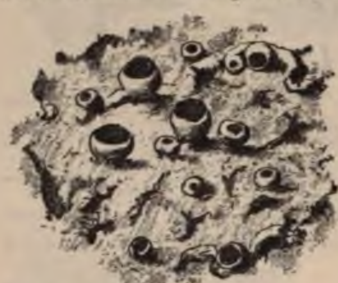


Fig. 13. Kruste von *Tylophoron[2]) protrudens mit jungen und älteren Früchten $\left(\frac{3}{1}\right)$.

5. *Tholurna.*

Ein weiterer Schritt in der Reihe aufsteigender Vervollkommnung der Formen zeigt sich in der Gattung Tholurna; Fig. 14, *1* bringt einen kleinen Rasen von Tholurna dissimilis

---

1) Nylander in Bot. Zeit. 1862, S. 279.

2) Die Namen derjenigen Arten, welche in Europa nicht vorkommen, habe ich in der Figurenerklärung durch ein vorgesetztes Sternchen gekennzeichnet.

zur Darstellung. Der Thallus wird von fiederspaltig eingeschnittenen Blättern gebildet; aus diesen erheben sich wie Säulenschäfte aufrechte Podetien; deren Spitze das Apothecium eingesenkt ist; Fig. 14, *II* stellt den Längsschnitt eines solchen Apotheciums dar; es entspricht in seinem Bau dem Apothecium von Tylophoron, während sich zwischen dasselbe und den Horizontalthallus der Verticalthallus, das Podetium, eingeschoben hat. In diesem Sinne kann das Podetium von Tholurna als Fruchtstiel gelten, allein es ist keineswegs homolog dem Fruchtstiel von Calicium, der lediglich eine Verlängerung des Excipulum proprium nach unten darstellt, sondern es ist ein secundäres Thallus-



Fig. 14. Tholurna dissimilis. *I* Stück eines Rasens mit Thallusblättern, Podetien und Apothecien $\left(\frac{6}{1}\right)$. *II* Längsschnitt durch ein Apothecium $\left(\frac{20}{1}\right)$ [*II* nach Norman copirt].

gebilde. Bei Tholurna entspricht das Apothecium demjenigen von Acolium, das Podetium ist ein Stück des Thallus, und doch kann man es auch nicht den Thalluswarzen von Acolium tigillare ohne Weiteres gleich setzen, da letztere zunächst dem blattartigen Theile des Thallus von Tholurna entsprechen.

Auch die histologische Differenzirung von Tholurna zeigt eine Fortentwickelung an. Nach Norman[1]), dem Entdecker dieser interessanten scandinavischen Flechte, sind die Thallusblättchen auf beiden Seiten berindet; ihre Spitzen sind gewöhnlich papillös aufgetrieben, und aus solchen Papillen scheinen die Podetien hervorzugehen. Diese letzteren sind von einer dünnen

1) Norman, Descriptio exactior Tholurnae dissimilis. Bot. Zeit. 1863, p. 225.

Aussenrinde bekleidet, auf sie folgt eine dickere Innenrinde, dann die gonidienführende Zone, das Innere ist von einem flockigen Marke erfüllt, das zuletzt schwinden kann. Die Podetien entstehen nach Norman nur bei Bildung eines Apotheciums, und der Autor unterlässt nicht, auf die Analogie zu Cladonia hinzuweisen, wenn er auch diese Analogie für eine mehr scheinbare als wirkliche hält.

Eine erneute, genauere Untersuchung dieser merkwürdigen Flechte wäre erwünscht. Sie bildet einen eigenartigen Zweig am Stammbaum der Caliciaceen. Ihre Podetien aber vermitteln den Uebergang zum nächstfolgenden Typus.

6. *Acroscyphus*[1]).

In Fig. 15 ist ein Exemplar von Acroscyphus sphaerophoroides aus Mexico gezeichnet. Der strauchig verzweigte Thallus erinnert an eins der entwickelteren Lithothamnien, vergleicht man ihn mit Tholurna, so würde er aus verzweigten Podetien bestehen, während ein horizontaler Thallus fehlt.



Fig. 15.
*Acroscyphus sphaerophoroides $\left(\frac{2}{1}\right)$.

Den keulenförmigen Anschwellungen der Aeste sind die becherförmigen Apothecien eingesenkt, insofern knüpft Acroscyphus auch direct an Acolium tigillare an. Der cylindrische Thallus von Acroscyphus ist heteromer gebaut, auf die Rinde folgt eine gonidienführende Zone, das Innere ist von einem flockigen Marke erfüllt. In Fig. 16 sieht man zunächst die locker verflochtenen, langzelligen Hyphen des Markes, welches in seinem peripherischen Theile farblos ist, im centralen Theile aber einen gelben Farbstoff ausscheidet. Gegen die Oberfläche des Thallus nehmen die Hyphen einen verticalen Verlauf, sie bilden die Rinde als ein kurzzelliges Pseudoparenchym, dessen Zellen etwas tonnenförmig aufgeschwollen sind. In den äussersten Schichten der Rinde sind die Membranen stark verquollen und die Zellenstructur

---

1) Nylander, Synopsis, p. 173.

wird undeutlich, so dass man eine dünnere Aussenrinde von einer dickeren Innenrinde unterscheiden kann. Dicht unter der Innenrinde liegen die Gonidien in einer nur dünnen, rings um den Thallus gleichförmigen Zone.



Fig. 16. Schnitt durch Rinde und Gonidienzone von *Acroscyphus $\left(\frac{300}{1}\right)$.

7. *Pleurocybe.*

In der äusseren Gliederung des Thallus schliesst sich an Acroscyphus die Gattung Pleurocybe. In Fig. 17 ist ein Habitusbild der einzigen, bis jetzt beschriebenen Art, P. Hildebrandtii aus Madagascar, dargestellt[1]). Die Pflanze wächst in aufsteigenden Rasen. Der Thallus ist strauchartig, zusammengedrückt-cylindrisch, gabelig verzweigt, inwendig hohl; der Hohlcylinder wird gebildet aus einer dünnen, der Aussenrinde von Acroscyphus gleichenden hornartigen Rinde und einer aus zarten, locker verflochtenen Hyphen gebildeten Schicht, deren äusserem Theile die Gonidien eingelagert sind, zahlreicher an der oberen, spärlich an der unteren Seite des Thallus, wodurch ein gewisser Grad von Dorsiventralität entsteht. Ausser durch den inneren Hohlraum unterscheidet sich die Pflanze von Acroscyphus durch die Stellung der Apo-



Fig. 17. *Pleurocybe Hildebrandtii mit Früchten $\left(\frac{2}{1}\right)$.

1) Müller Arg., Lichenologische Beiträge, No. 803 (Flora 1884).

thecien: dieselben sitzen seitlich am Thallus und zwar gewöhnlich der Unterseite desselben, seltener einer Flanke entspringend. Sie sind becherförmig, an diejenigen von Tylophoron erinnernd, von einem Thallusgehäuse umgeben, zuletzt schüsselförmig flach.

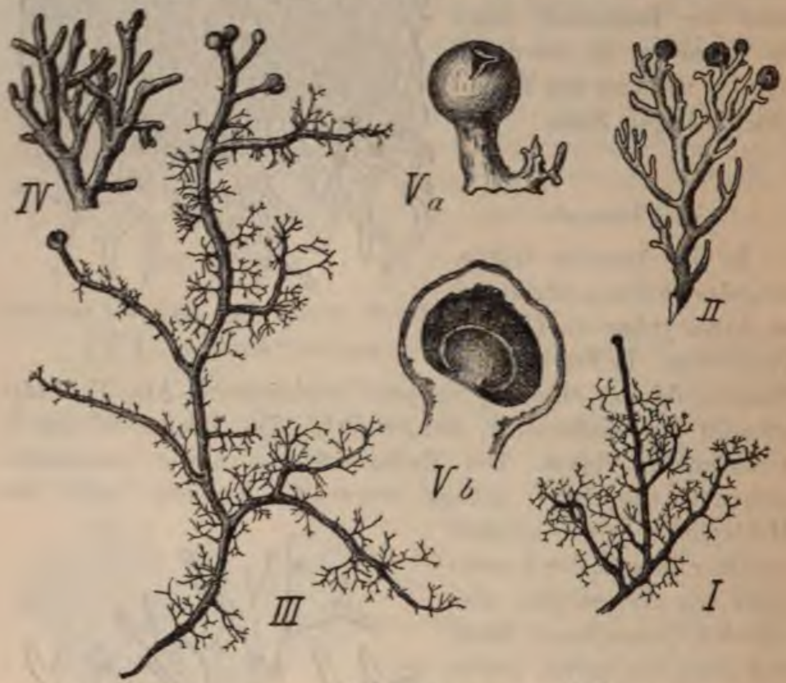


Fig. 18. *I* *Sphaerophoron tenerum $\left(\frac{1}{1}\right)$. *II* Sph. fragile $\left(\frac{2}{1}\right)$. *III* Sph. coralloides $\left(\frac{1}{1}\right)$. *IV* ein Phyllocladium. *Va* eine eben aufspringende Frucht. *Vb* Längsschnitt durch ein Fruchtgehäuse, die letzteren drei Figuren mässig vergrössert. (*II* nach der Flora danica; *V* nach Tulasne copirt.)

8. *Sphaerophoron.*

Während Pleurocybe mit bestimmten Modificationen sich an Acroscyphus anschliesst, thut dies gleichfalls, wenn auch in anderer Richtung, das Genus Sphaerophoron, welches den Höhepunkt der Entwickelung und Differenzirung in der Reihe der Caliciaceen darstellt. In Fig. 18 sind einige Arten gezeichnet. *II* ist ein fruchtendes Pflänzchen von Sph. fragile, welches

noch an Acroscyphus erinnert, da die stielrunden, von Mark erfüllten Zweige einander gleichwerthig sind; die Apothecien befinden sich in den kopfförmigen Anschwellungen der Zweigspitzen, von einem kugeligen Thallusgehäuse umwallt. *I* ist der obere Theil einer Pflanze von Sph. tenerum aus Südamerika mit weitergehender Zertheilung des Thallus; die Art erinnert im Habitus an gewisse Formen von Cladonia rangiferina. Ein noch schärferer Gegensatz zwischen dem eigentlichen Stamm und seinen Aesten einerseits und feinen, verästelten, fadenförmigen Zweigen andererseits gelangt zum Ausdruck in Sph. coralloides, wovon *III* ein Habitusbild giebt. Es sind dies Kurztriebe, welche der Assimilation in exquisiter Weise angepasst sind und sich vergleichen lassen den Blättern von Adonis oder Nigella, beziehungsweise denen von Cladostephus und mancher Polysiphonien. Wer möchte da noch an das Stroma der Pilze denken? Viel eher würde ich geneigt sein zu sagen, dass bei Sph. coralloides eine Differenzirung des Thallus in Stengel und Blatt eintritt; und jedenfalls haben wir in dieser Pflanze die höchste Stufe morphologischer Entwickelung vor uns, die das Consortium der Flechten zu erreichen vermag, und die nur noch bei wenigen Typen wiederkehrt. Will man aber diese feinen, speciell der Assimilation dienenden Aeste nicht Blätter nennen, so nenne man sie Phyllocladien, ein Ausdruck, der bereits für andere Flechten angewendet wird. Solche assimilirende Phyllocladien, die in jedem Herbst abgeworfen werden, besitzen unter den höheren Pflanzen z. B. Tamarix und verschiedene Coniferen. Sie verhalten sich biologisch den Blättern anderer Pflanzen ganz gleich. Der Stamm wie die Phyllocladien von Sph. coralloides sind stielrund, in *IV* ist eins der letzteren vergrössert gezeichnet.

Die Arten von Sphaerophoron besitzen eine dichte Rinde und ein ziemlich lockeres Mark, dessen peripherischer Schicht die Gonidien eingebettet sind[1]). Die Apothecien sitzen in den kugelig angeschwollenen Spitzen der Aeste, anfangs ganz vom Thallusgewebe eingeschlossen; später zerreisst dies am Scheitel (Fig. 18, *Va*), wodurch die Sporenmasse frei wird. Fig. 18, *Vb* ist ein Längsschnitt durch das Gehäuse der Frucht, es zeigt

1) Vergl.: Schwendener, Untersuchungen über den Flechtenthallus in Nägeli's Beitr., Heft II, S. 163.

dies letztere noch geschlossen, darin das Hymenium auf einem halbkugelig gewölbten Hypothecium.

Von Sph. coralloides unterscheidet sich Sph. compressum dadurch, dass die Stämmchen mehr weniger abgeflacht cylindrisch sind, während die etwas derberen Phyllocladien einen annähernd kreisrunden Querschnitt besitzen; die Apothecien sind im reifen Zustande scheibenförmig, flach. Diesen Bau zeigen wenigstens übereinstimmend alle aus Europa stammenden Exemplare des Kieler Herbars. Der anatomische Bau der Phyllocladien ist radiär, die Gonidienzone ganz gleichförmig unter der Rinde entwickelt (Fig. 19). Die Art bildet namentlich durch ihre Früchte den Uebergang zu Sph. australe, welches durch einen völlig dorsiventralen Bau des gesammten Thallus, namentlich auch der Phyllocladien, von den übrigen Arten abweicht.



Fig. 19. Querschnitt durch ein Phyllocladium von Sphaerophoron compressum $\left(\frac{60}{1}\right)$.

Die Rasen der typischen Form des Sph. australe bestehen aus zahlreichen, dem Boden entspringenden, ganz blattartig flachen Phyllocladien, welche dem Primärthallus einer grossblätterigen Cladonia nicht unähnlich sind, deren weissliche, fast gonidienlose Unterseite sich bei den Exemplaren des Kieler Herbars gewöhnlich nach oben schlägt und mit einer grossen Zahl von Pycnidenmündungen bedeckt ist. Dazwischen ragen, schräg aufsteigend, einzelne grössere, gleichfalls abgeplattete Stämmchen hervor, die seitlich wieder flache Phyllocladien und an der Spitze Apothecien tragen; nach Nylander[1]) erreichen diese Stämme eine Breite von 10, die Apothecien eine Breite von 12 mm.

Zu Sph. australe rechne ich als forma angustior auch eine Flechte, die unter dem Namen Sph. compressum aus Australien im Kieler Herbarium liegt. Sie ist in Fig. 20 abgebildet. Stamm wie Phyllocladien sind flach und bilateral mit deutlicher Verschiedenheit der Rücken- und Bauchseite, erstere ist graugrün,

1) Synopsis, I, p. 170.

letztere weiss gefärbt. Fig. 21 giebt den Querschnitt eines Phyllocladiums wieder. Der Dorsiventralität der äusseren Form entspricht insofern ein histologisch verschiedener Bau der Oberseite und Unterseite, als die Rinde an letzterer merklich dünner ist und die Gonidien gänzlich fehlen, während sie unter der Rinde der Oberseite sehr dicht liegen. Das Phyllocladium von Sph. australe typicum ist noch flacher, die Rinde der Unterseite noch dünner, doch finden sich unter derselben vereinzelte Gonidien. Durch diese ausgesprochene Bilateralität der Phyllocladien scheint es mir bewiesen zu sein, dass die in Fig. 20 abgebildete Pflanze zu Sph. australe und nicht zu compressum gehört, deren stielrunde, radiär gebaute Phyllocladien ein gutes Kriterium der beiden Arten sein dürften, die sonst im Bau der Apothecien und der Abplattung der Stämmchen übereinstimmen.



Fig. 21. *Sphaerophoron australe f. angustior, Querschnitt eines Phyllocladiums $\left(\frac{60}{1}\right)$.



Fig. 20. *Sphaerophoron australe f. angustior, fertile Pflanze mit zwei Apothecien $\left(\frac{1}{1}\right)$.

Die Sphaerophoron-Arten lehren, dass bei den Flechtenconsortien wie bei den Farnen und Blüthenpflanzen die Assimilationsorgane flach oder stielrund ausgeprägt sein können. Beide Formen gewähren offenbar ihre besonderen Vortheile, im Kampfe um's Dasein haben sich beide entwickelt und behauptet. Auch bei den Algen begegnen uns beide Typen, der cylindrische und der flache, während bei den Moosen fast nur flache Assimilationsorgane gebildet werden. Den Ausschlag dafür, ob die eine oder die andere Form in der Phylogenie entsteht, geben sogenannte innere Ursachen, d. h. Ursachen, die wir nicht kennen.

In ihrem Aufstieg von Acolium zu Sphaerophoron zeigt uns die Reihe der Caliciaceen in stufenweiser Vervollkommnung nicht nur alle Gestalten des Flechtentypus, sondern fast alle Formen, die von assimilirenden Gewächsen überhaupt angenommen werden. Eine Bedingung dieser Fortentwickelung war zweifellos die bessere Ernährung durch die Gonidien im Vergleich zu der kümmerlichen Existenz saprophytischer Caliciaceen; schon aus Möller's Kulturen des Calicium parietinum geht hervor, dass die bessere Ernährung eine bedeutende Vergrösserung der vegetativen Theile zur Folge hatte, wenn auch die morphologische Differenzirung keine Steigerung erfuhr. Allein von Calicium bis Sphaerophoron ist ein weiter Abstand, und hierbei haben langsam umbildende Kräfte gewirkt. Dass diese Kräfte am Flechtenconsortium in analoger Weise gearbeitet haben, wie bei Erzeugung der höheren Pflanzen, wird Niemand bezweifeln. Hier sollte nur gezeigt werden, dass die Entwickelung, welche die Caliciaceen genommen haben, erst nach Entstehung des Consortiums durchlaufen werden konnte, denn für den Thallus eines Pilzes lag keine Veranlassung vor, sich in Formen umzubilden, die nur in der Aufgabe der Assimilation nützlich wirken konnten und nur unter diesem Gesichtspunkte verständlich werden.

B. Lecideaceen.

a) Grundstock und Wurzeln der Tribus (Lecideen).

Die Lecideaceen sind charakterisirt durch ihre mehr weniger kreisrunden Apothecien mit eigenem Gehäuse, in das keine Gonidien eindringen, und deren Scheibe flach oder emporgewölbt sein kann. Es sind also echte Pilzfrüchte, die diese Tribus auszeichnen, denn das Thallusgehäuse der Caliciaceen und Parmeliaceen mit seinen Gonidien wurde erst in der Phylogenie des Consortiums möglich.

Durch ihre Frucht leiten sich die Lecideaceen — wenigstens in der überwiegenden Mehrzahl — unzweifelhaft ab von der Ascomycetenfamilie der Patellariaceen. es sind Patellariaceen mit Flechtenthallus. Diese Pilzfamilie bildet ebenso die Wurzel der Lecideaceen, wie die Protocaliciaceen diejenige der Caliciaceen darstellen.

Die Gattungen der Patellariaceen können nur unterschieden werden nach Merkmalen der Früchte, da diese direct am Mycelium entspringen. Bei den Lecideaceen treten zu den Merkmalen der Früchte diejenigen des Flechtenthallus hinzu.

Den Grundstock der Tribus bildet die Gattung Lecidea in dem Umfange, welchen ihr Nylander ertheilt hat. Aber dieser Umfang ist wegen der ungeheuren Zahl von Arten und der immerhin grossen Verschiedenheit derselben sehr unbequem. Viele andere Autoren vor und nach Nylander haben daher diese Riesengattung in zahlreiche Genera getheilt, und die Natürlichkeit dieser Genera wird wenigstens theilweise dadurch bestätigt, dass ihnen in der Nylander'schen Eintheilung seines Genus Lecidea Untergattungen entsprechen. Schon aus rein practischem Gesichtspunkte kann ich der Spaltung von Lecidea nur das Wort reden, freilich bedarf es noch fortgesetzter Einzelstudien, die mir ganz fern lagen, um zu entscheiden, welche Typen man in Zukunft als besondere Gattungen, welche als Untergattungen von Lecidea ansehen will.

Beachtung verdient aber, dass die Mycologen, die sich mit Bearbeitung der Patellariaceen beschäftigten, mit Entschiedenheit das Princip adoptiren, nach dem Bau der Frucht und den Merkmalen der Sporen eine Mehrzahl von Gattungen zu unterscheiden, und dass Nylander's Lecidea unzweifelhaft eine polyphyletische Gattung darstellen würde, weil derselben verschiedene Gattungen der Patellariaceen entsprechen. Ich verweise auch in dieser Beziehung auf die Bearbeitung der Patellariaceen durch Rehm in Rabenhorst's Kryptogamenflora.

Werfen wir einen Blick auf die Zusammenstellung Rehm's, so ergiebt sich (S. 291 ff), dass die Gattungen danach unterschieden werden, ob die Sporen farblos oder gefärbt sind, ob einzellig oder mehrzellig, ob sie zu acht oder in grosser Anzahl in den Schläuchen gebildet werden. Daneben kommt noch die Form der Sporen und die Gestalt der Apothecien in Betracht. Das sind auch die Merkmale, welche Massalongo, Körber u. A. ihren Gattungsbegriffen der Lecideen zu Grunde legten, und es ist nicht zu leugnen, dass diesen, von den Pilzahnen überkommenen Merkmalen eine besondere Berücksichtigung bei Abgrenzung von Gattungen zu Theil werden muss.

Um die phylogenetischen Beziehungen der verschiedenen Untergattungen von Nylander's Lecidea zu den einzelnen bekannten Patellariaceen festzustellen, bedarf es erneuter Untersuchungen. Bei Rehm finden wir ein Genus Mycobilimbia, das als Pilzgattung der Untergattung Bilimbia, ein Genus Mycobacidia, das der Untergattung Bacidia genau entspricht. Allein diese, wie verschiedene andere Patellariaceen umfassen vorwiegend parasitisch auf dem Thallus von Flechten lebende Arten, und da ist die Frage wieder eine offene, ob nicht diese parasitischen Arten sich phylogenetisch aus Flechtentypen entwickelt haben, also gewissermassen Rückschlagspilze sind. Klarer liegen die Verhältnisse in Bezug auf die Gattung Biatorella, deren meiste Arten saprophytisch lebende Pilze sind, während andere Arten den wohlentwickelten Thallus einer Krustenflechte besitzen. Auf dies Genus Biatorella möchte ich hier daher etwas näher eingehen, wobei ich den echten Pilzen unter ihnen den Namen Biatorella belassen werde, während ich die als Consortium lebenden Arten nach dem Vorgange Körber's Biatoridium nennen werde.

1. *Biatorella.*

Biatorella verhält sich zu Biatoridium[1]) wie Mycocalicium zu Calicium.

Die Gattung Biatorella ist charakterisirt durch die äusserst kleinen, rundlichen, einzelligen, farblosen Sporen, die zu Hunderten in einem Schlauche gebildet werden.



Fig. 22. Biatorella improvisa $\left(\frac{9}{1}\right)$.

In Fig. 22 sind einige, auf altem Holze sitzende Früchte von Biatorella improvisa abgebildet; sie sind an den im Holze saprophytisch wachsenden Mycelfäden entstanden, die mit keinen Algenzellen in Verbindung stehen.

1) Will man nach dem Vorgange von Th. Fries Sporostatia und Sarcogyne mit Biatoridium vereinigen, so wird der älteste dieser Namen zur Bezeichnung der Gattung dienen müssen.

2. *Biatoridium.*

Biatoridium elegans ist eine echte Krustenflechte, die aber in Bezug auf Apothecium und Sporen genau mit Biatorella übereinstimmt (Fig. 23). Die Früchte sind dem körnig schuppigen Thallus eingesenkt (Fig. 24). Das Gewebe des Thallus besteht aus einem ziemlich dichten, mehr weniger gleichförmig mit Gonidien erfüllten Flechtwerk von Hyphen, doch ist die unterste,



Fig. 23. *I* Biatoridium elegans $\left(\frac{4}{1}\right)$. *II* ein Schlauch mit Sporen, schematisch.

Fig. 24. Durchschnitt durch Thallus und Frucht von Biatoridium elegans $\left(\frac{90}{1}\right)$.

dem Substrat aufliegende Schicht fast gonidienfrei; eine derartige, innere, gonidienlose Schicht des Flechtenthallus wird herkömmlich als Mark bezeichnet. Ist dann noch eine gonidienlose, äussere Hülle des Thallus vorhanden, so nennt man dieselbe Rinde. Eine eigentliche Rinde fehlt bei Biatoridium, höchstens laufen ganz wenige Hyphen über die obersten Gonidien hinweg. Da hierfür ein eigener Terminus noch fehlt, so möchte ich ein solches, die Oberfläche des Thallus einnehmendes, gonidienführendes Gewebe als Mantelgewebe oder Mantelschicht bezeichnen.

Das Gehäuse der Frucht von Biatoridium elegans besteht eigentlich nur aus dem fleischigen, farblosen Gewebe unter der Schlauchschicht, das ich den Fuss des Apotheciums nennen will; ein eigentliches Hypothecium ist kaum vorhanden. In den Fuss der Frucht sieht man gewöhnlich einige Gruppen von Gonidien eingeschlossen, mitunter liegen sie dicht unter dem Hymenium,

auf einem Präparate fand sich eine Gruppe von Gonidien[1]) zwischen den Schläuchen.

3. *Biatora.*

Von Biatoridium unterscheidet sich Biatora dadurch, dass die Anzahl der Sporen im Schlauch auf acht zurückgegangen ist; diese Sporen sind daher viel grösser, doch gleichfalls einzellig und farblos. Der Thallus besteht gewöhnlich aus einer dichten Kruste, die aber bei einzelnen Arten sich aus lockeren, grünlichen Körnern zusammensetzt, welche durch einzelne Mycelfäden miteinander verbunden werden, und die aus hyphenumsponnenen Gonidienhaufen bestehen. So kommt ein Thallus zu Stande, den man spinnwebig nennen kann. In Fig. 25 *I* ist ein Stück eines solchen spinnwebigen Thallus von Biatora uliginosa gezeichnet, der auf einem abgestorbenen Moosblatte gewachsen war. Man sieht, wie die grösseren und kleineren Gonidienhaufen durch einzelne Hyphen miteinander in Verbindung gesetzt werden, die Haufen selbst sind von Hyphen durchwachsen und umsponnen. Mit *a* sind die noch unentwickelten Apothecien bezeichnet; die jüngsten Anlagen derselben sind kleine farblose Hyphenknäuel, die aus einem kurzen Seitenaste einer einzelnen Hyphe hervorwachsen.



Fig. 25. *I* Thallus von Biatora uliginosa mit Hyphen, Gonidienhaufen und jungen Apothecien $\left(\frac{50}{1}\right)$. *II* Lecidea platycarpa $\left(\frac{1}{1}\right)$.

1) Ist in Bezug auf die Natur der Gonidien, die, wie ich wiederhole, in den Zeichnungen gewöhnlich durch Punkte markirt sind, nichts speciell ausgesagt, so gehören dieselben zu Protococcus oder Pleurococcus.

4. *Lecidea.*

Von Biatora unterscheidet sich das Genus Lecidea im engeren Sinne hauptsächlich durch den schwarz gefärbten Rand der Fruchtscheibe. Fig. 25 *II* zeigt eine Abbildung von Lecidea platycarpa, deren krustenförmiger Thallus der Gesteinsunterlage dicht angeschmiegt wächst und somit dem Licht eine breite Assimilationsfläche zuwendet, wie so viele krustenförmig wachsende Algen (Ralfsia, Lithoderma, Hildenbrandia, Melobesia u. s. w.).

Nach der Darstellung von Rehm kann es nicht zweifelhaft sein, dass die Gattung Lecidea unter den Patellariaceen eine unmittelbare Vorläuferin besitzt in der Section Eupatinella des Genus Patinella; namentlich P. atroviridis könnte man eine Lecidea ohne Gonidien nennen (l. c. S. 312). Patinella besitzt, wie Biatora und Lecidea, acht farblose, einzellige Sporen im Schlauch.

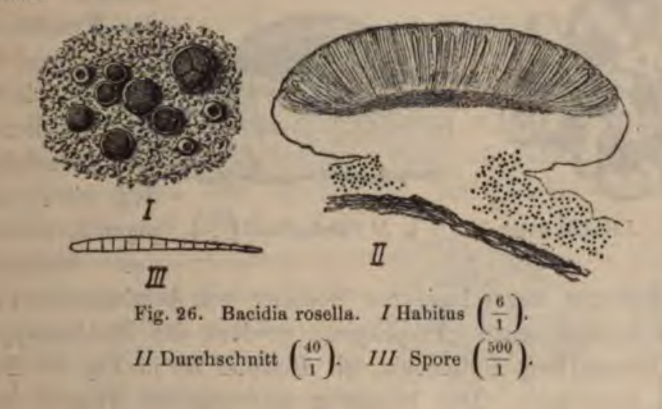


Fig. 26. Bacidia rosella. *I* Habitus $\left(\frac{6}{1}\right)$. *II* Durchschnitt $\left(\frac{40}{1}\right)$. *III* Spore $\left(\frac{500}{1}\right)$.

5. *Bacidia.*

Von den vorigen unterscheidet sich die Gattung Bacidia durch nadelförmige, sechs- und mehrzellige, farblose Sporen, die zu acht im Schlauch liegen; das Apothecium ist dem von Biatora ähnlich. Dieser Krustenflechte entspricht das Pilzgenus Mycobacidia, eine Bacidia ohne Thallus und Gonidien, deren Apothecien direct am Mycelium entspringen (vergl. Rehm, l. c., S. 337). Eine dieser Arten, Mycobacidia herbarum, wächst auf abgestorbenen Moosen, Gräsern u. s. w.

In Fig. 26 ist die auf Baumrinde wachsende Bacidia rosella gezeichnet. Eines der in *I* abgebildeten Apothecien hat eine Theilung erfahren, wie sie bei Lecideaceen öfter vorkommt. *II* ist ein Durchschnitt der Thalluskruste und der Frucht; während das Apothecium von Biatoridium elegans (vergl. Fig. 24) der gonidienhaltigen Thalluskruste aufsass, ist hier das wachsartige Basalstück des Excipulums in einen gonidienlosen, bis auf das Substrat hinabreichenden Fuss verlängert. Unterhalb der Schlauchschicht findet sich ein dünnes Hypothecium. *III* ist eine Spore.

6. *Buellia.*

Ein wichtiger Typus der Lecideen ist das Genus Buellia, charakterisirt durch die bräunlichen, zweizelligen Sporen und das aus dicht verwebten, braunschwarzen Hyphen gebildete kohlige Gehäuse der Frucht. Der Thallus besteht aus zarten spinnwebigen Mycelien, aus zusammenhängenden, körnig-schuppigen Krusten oder aus blattartigen, dem Substrat angeschmiegten Schollen von bestimmtem Umriss. Diese vollkommenste Ausprägung gewinnt der Buellientypus in der Untergattung Catolechia, als Beispiel ist in Fig. 27 B. pulchella gezeichnet. Der blattartig umschriebene Thallus ist fast ganz gleichmässig von aussergewöhnlich grossen, kugelrunden Gonidien erfüllt, allein in den unteren Schichten sterben dieselben ab und werden farblos. Auf der Oberfläche kann ein sehr dünner höckriger Ueberzug aus farblosem Hyphengeflecht als eine unvollkommene Rinde angesehen werden.



Fig. 27. *I* Buellia pulchella $\left(\frac{2}{1}\right)$. *II* Durchschnitt $\left(\frac{20}{1}\right)$.

In Fig. 28 *I* ist B. myriocarpa, eine der unvollkommensten Buellien, dargestellt. Mitunter besitzt diese Art eine zusammenhängende, grüne Thalluskruste. Das Exemplar, nach dem die Zeichnung angefertigt ward, und das auf Buchenrinde wuchs, besass nur hier und da grüne Gonidienhaufen in seinem spinn-

webigen Thallus; unter dem Apotheciumschnitt waren keine Gonidien getroffen *(II)*. Diese Art ist aber im Verein mit einigen nahe verwandten von hervorragendem Interesse dadurch, dass sie oft ganz ohne Gonidien gefunden wird, folglich dann als saprophytischer Pilz lebt. (vergl. Rehm, l. c., S. 357). Buellia myriocarpa ist somit eine Pflanze, die in der Natur facultativ als Flechte und als Pilz leben kann, und sind meine darauf bezüglichen Aeusserungen in Abhandlung II danach zu berichtigen.

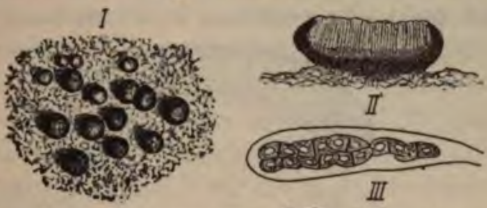


Fig. 28. *I* Buellia myriocarpa $\left(\frac{4}{1}\right)$. *II* Durchschnitt des Apotheciums $\left(\frac{40}{1}\right)$. *III* Schlauch mit Sporen, schematisch.

Das Genus Buellia ist auf das nächste verwandt mit der Pilzgattung Karschia und von dieser unmittelbar abzuleiten; Rehm äussert sich darüber folgendermassen (l. c. S. 345): „Karschia entspricht vollständig der Flechtengattung Buellia, sowohl in der Entwickelung der Apothecien, als in dem Bau des dunkelen Gehäuses, der Fruchtschicht, den zweizelligen braunen Sporen und dem entwickelten, farbigen Hypothecium". Es besteht demnach zwischen Karschia und Buellia ein ebenso inniger Zusammenhang wie zwischen Biatorella und Biatoridium oder zwischen Mycobacidia und Bacidia, ja die Verknüpfung ist hier eine besonders enge, da Buellia myriocarpa sowohl als Flechte, wie als Pilz vorzukommen vermag.



Fig. 29.
I Megalospora sanguinaria $\left(\frac{4}{1}\right)$.
II Schlauch mit Spore, schematisch.

7. *Megalospora.*

Fig. 29 ist ein Habitusbild von Megalospora sanguinaria. Der Thallus bildet Krusten von unregelmässiger Dicke, die an den dickeren Stellen eine Mächtigkeit von mehreren Millimetern erreichen können, einem unvollkommen entwickelten Lithothamnion

nicht unähnlich. In der hornartig festen Rinde verlaufen die Hyphen durchweg senkrecht zur Oberfläche, auf sie folgt die Gonidienzone, darunter das locker gewebte, farblose Mark, das sich local sehr verdicken kann, und auf dessen Wucherung die



Fig. 30. Durchschnitt von Megalospora sanguinaria $\left(\frac{40}{1}\right)$.

Auftreibungen des Thallus beruhen (Fig. 30). Das Apothecium ist von etwas unregelmässigem Umriss und hat die Neigung, sich zu zertheilen. Ein Gehäuse ist nicht entwickelt, in jedem Schlauch liegt nur eine einzige, sehr grosse Spore (Fig. 29, *II*).



Fig. 31. *I* Gyalecta lutea $\left(\frac{6}{1}\right)$. *II* Durchschnitt der Frucht $\left(\frac{90}{1}\right)$.

8. *Gyalecta.*

Gyalecta lutea ist eine auf Rinde wachsende Krustenflechte mit flach-schüsselförmigen Apothecien (Fig. 31)[1]. Auf dem

1) Nylander (Lichenes Scandinaviae, p. 192) hat hingewiesen auf die Aehnlichkeit von Gyalecta lutea mit gewissen Arten des Discomycetengenus Stictis (St. radiata, pallida). Es wäre danach eine Untersuchung über den möglichen genetischen Zusammenhang beider Gattungen erwünscht.

Durchschnitt unterscheidet man eine Markschicht, darüber einen gonidienführenden Mantel. Die Gonidienschicht setzt sich fort in den Basaltheil des Gehäuses der Frucht, darum ist Gyalecta in den Systemen von Körber und Tuckerman zu den Lecanoreen gestellt worden. Es ist dies einer der zahlreichen Fälle, die beweisen, dass die Anwesenheit von Gonidien im unteren Theil des Apotheciums nicht unter allen Umständen für die systematische Stellung der Flechten entscheidend sein kann. Die Gonidien von Gyalecta lutea gehören nach Bornet[1]) zu Chroolepus.

9. *Thalloidima.*

Gegenüber den bisher betrachteten Formen zeigt der Thallus von Thalloidima vesiculare eine Fortentwickelung; er verhält sich etwa wie der von Acroscyphus zu demjenigen von Acolium unter den Caliciaceen, und man wird durch Thalloidima an manche niedrige, strauchförmige Algen, z. B. an die vollkommeneren Lithothamnien, an Catinella u. s. w. erinnert. Die Tendenz, die assimilirende Oberfläche zu vergrössern, tritt deutlich hervor, die sterilen Aeste sind die Anfänge von Phyllocladien. In Fig. 32 ist *I* ein Habitusbild der auf Erde wachsenden Flechte. Es sind lauter kleine, in lockerem Rasen beisammen stehende Thalli, ursprünglich ohne Zweifel durch Mycelfäden miteinander verbunden, später aber individualisirt und mit einem Büschel von Rhizoidhyphen im Boden haftend. Das zeigen *II*, *III* und *IV*; *II* ist ein fructificirendes Pflänzchen mit drei keulenförmigen Auszweigungen des Thallus und einem fast basal stehenden Apothecium; *III* ist ein Längsschnitt durch ein ähnliches Exemplar, man sieht neben dem Apothecium einen kleineren Thalluszweig vom Schnitte getroffen; aus den Punkten ist die periphere Lage der Gonidien ersichtlich; *IV* ist ein junges, noch steriles Exemplar. In *V* ist ein Querschnitt aus dem oberen Theile eines Thallusastes gezeichnet, um die Anordnung der Gonidien zu zeigen; *VI* ein kleines Stück des gleichen Querschnitts, stärker

1) Recherches sur les gonidies des lichens, p. 55. — Die meisterhafte Arbeit Bornet's ist nur darum nicht häufiger citirt, weil bei jedem Botaniker die Bekanntschaft mit derselben vorausgesetzt werden darf.

vergrössert. Die Heteromerie der anatomischen Structur tritt deutlich hervor: auf eine dicht pseudoparenchymatische Rindenschicht, deren Zellen einen bläulichen Farbstoff besitzen, folgen die Gonidien, von dünnen Hyphen umwachsen, die im Mark, das das ganze Innere des Thallus erfüllt, sich nicht unbeträchtlich verdicken. *VII* endlich ist ein sehr alter Thallus, dessen unterer Theil abgestorben war, und der auf der Spitze eines seiner Aeste ein Apothecium trägt.

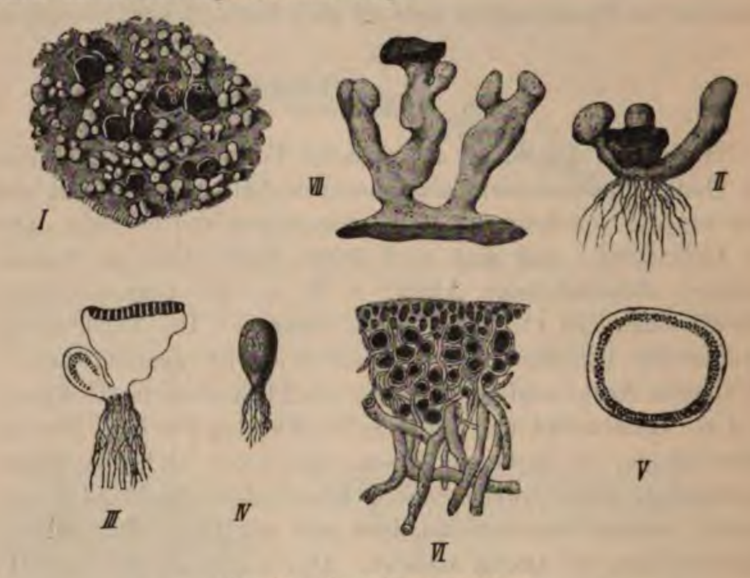


Fig. 32. Thalloidima vesiculare.

$I = \left(\frac{1}{1}\right)$; $II, III, IV, VII = \left(\frac{8}{1}\right)$; $V = \left(\frac{30}{1}\right)$; $VI = \left(\frac{250}{1}\right)$.

Während Thalloidima uns zeigt, wie aus dem krustenförmigen Thallus der Lecideen ein strauchförmiger wird, vollzieht sich in der Gattung Psora der Uebergang zur Laubflechte.

10. *Psora.*

In Fig. 33 sind Rasen von Psora globifera (*I*) und von Ps. crenata aus Texas (*II*) in natürlicher Grösse gezeichnet. Die erstere Art bildet dorsiventral aufsteigende, gekerbt eingeschnittene Blätter, denen die stark gewölbten, schwärzlichen

Früchte aufsitzen; Ps. crenata besteht aus isolirt wachsenden Schüsseln, die nabelförmig am Erdboden befestigt sind und am Rande Apothecien oder Pycniden tragen.

Einen Durchschnitt des Thallus zeigt Fig. 34, *I*. Die mächtige hornartige Rinde besteht aus einer dickeren inneren und einer dünneren äusseren Schicht, in welcher letzteren die Hyphen miteinander verschmolzen sind; am Rande des Thallus wird diese Sonderung undeutlicher. Auf die Rinde folgt die Gonidienzone, darunter das Mark, dessen Hyphen in der untersten Schicht wieder dichter verwebt sind und eine unvollkommene Rinde der Thallusunterseite bilden, der wiederum ein Filz rhizinenartiger Fasern entspringt. Der Bau des Thallus von Ps. crenata ist der gleiche, nur fehlt diese unvollkommene Rinde der Unterseite.

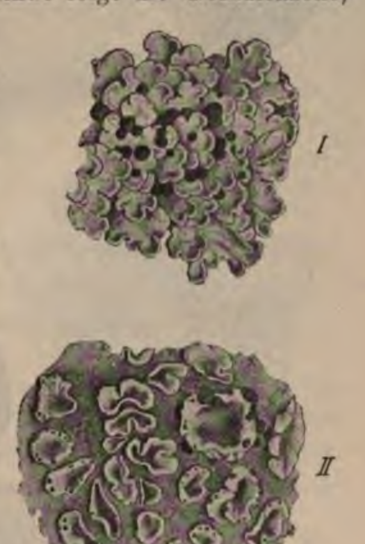


Fig. 33. *I* Psora globifera $\left(\frac{1}{1}\right)$. *II* *Ps. crenata $\left(\frac{1}{1}\right)$.

Das Apothecium von Psora globifera (Fig. 34, *II*) zeigt die Schlauchschicht einem convex gewölbten, locker gewebten Hypothecium aufsitzend; unterhalb desselben fehlt die Gonidienzone. Dass das Apothecium im farblosen Markgewebe entsteht und Gonidienschicht wie Rinde oberhalb einer Anlage auseinander weichen, dürfte aus Fig. 34, *III* hervorgehen.

Im Vorstehenden habe ich eine Reihe von Flechten aufgeführt, welche Nylander sämmtlich in seine Gattung Lecidea vereinigt. Im System von Körber sind noch zahlreiche Gattungen unterschieden, die von anderen Autoren meist als Subgenera von Lecidea betrachtet zu werden pflegen. Da mir aber eine monographische Erschöpfung der Morphologie der Lecideen ganz fern liegt, glaube ich, das für den von mir angestrebten Zweck, einen Ueberblick über die interessanteren Formen zu geben, die vorstehenden Beispiele ausreichen werden.

Im Anschluss hieran mögen noch zwei Gattungen Erwähnung finden: Sphaerophoropsis und Coenogonium.

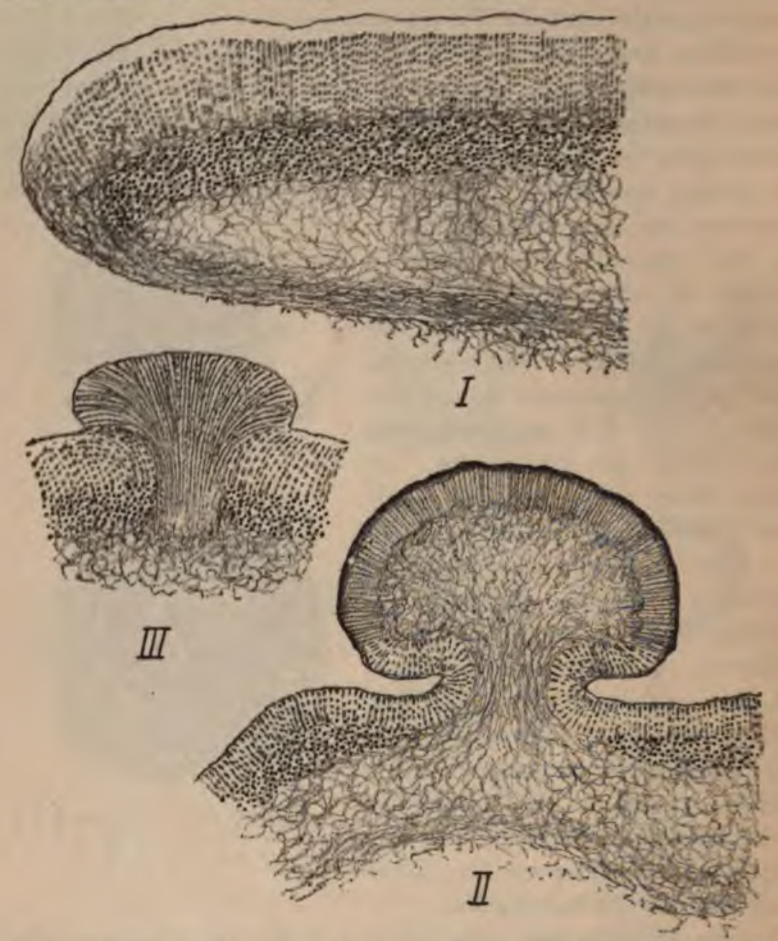


Fig. 34. Psora globifera. *I* Durchschnitt durch den Rand des Thallus $\left(\frac{200}{1}\right)$. *II* Durchschnitt durch ein älteres Apothecium $\left(\frac{50}{1}\right)$. *III* Durchschnitt durch ein junges Apothecium $\left(\frac{100}{1}\right)$.

11. *Sphaerophoropsis*[1]).

Der Thallus von Sphaerophoropsis stereocauloides aus Brasilien besteht aus kleinen keulenförmigen, einfachen oder ver-

1) Wainio, Brasil. II, p. 7.

zweigten, stielrunden Körpern, die an der Spitze oder seitlich die schwärzlichen Apothecien tragen (Fig. 35). Durch ihren Habitus nähert diese Flechte sich Thalloidima, unterscheidet sich von letzterem aber durch den anatomischen Bau. Wainio nennt denselben homöomer. In der That zeigt sich der Flechtenkörper



Fig. 35. *Sphaerophoropsis stereocauloides $\left(\frac{9}{1}\right)$.

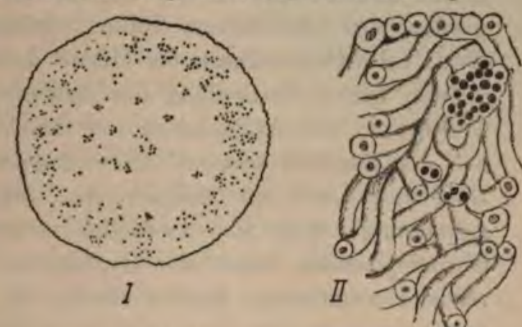


Fig. 36. *Sphaerophoropsis stereocauloides. *I* Durchschnitt des Thallus $\left(\frac{120}{1}\right)$. *II* äusserster Rand dieses Durchschnittes $\left(\frac{500}{1}\right)$.

aus gleichartigen, dickwandigen, ziemlich locker verflochtenen Hyphen zusammengesetzt, ohne dass irgend eine Sonderung von Mark und Rinde vorhanden wäre (Fig. 36, *II*). Zwischen diesen Hyphen bemerkt man die Gloeocystis-artigen Gonidien, manchmal fast gleichförmig über die Querschnittsfläche zerstreut, in anderen Fällen vorwiegend der Oberfläche genähert. Es sind sehr kleine, grüne Zellen, die in Nestern beisammen liegen, durch eine Gallerte verbunden (Fig. 36, *II*).

12. *Coenogonium.*

Das südamerikanische Coenogonium Linkii gehört durch seinen Habitus zu den auffallendsten Flechten (Fig. 37, *I*).

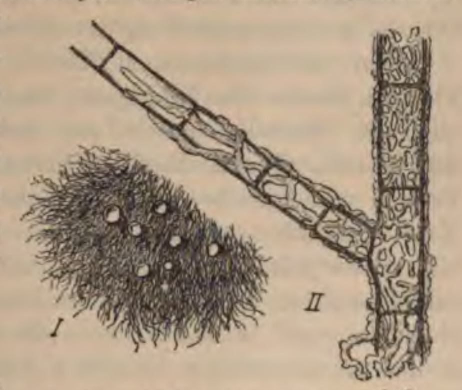


Fig. 37. *I* *Coenogonium Linkii $\left(\frac{2}{1}\right)$. *II* Hyphennetz desselben $\left(\frac{200}{1}\right)$. [*II* nach Bornet copirt.]

Die Pflanze besteht aus einem Rasen strahlenförmig divergirender, verzweigter Fäden, der an einen Rasen von Cladophora arcta erinnert. Den älteren Theilen einzelner Fäden entspringen die schüsselförmigen Apothecien. Die Fäden des Thallus bestehen aus Reihen von Algenzellen, die von Hyphen umsponnen werden *(11)*. In diesem Falle bestimmt die Alge völlig die Gestalt des Consortiums, der Grund davon ist leicht verständlich: in der feinen Zertheilung der Algenfäden des Rasens ist das Consortium der Assimilation auf das Vollkommenstc angepasst, bei der Zartheit eines Confervenfadens ist die Berührung mit Luft und Licht die ausgiebigste. Diese Vollkommenheit der Anpassung würde sich zweifellos vermindert haben, wenn die Chroolepusfäden durch die Hyphen in einen dichten Gewebeverband eingezwängt worden wären.

Es dürften wenige Worte genügen, um die Principien, welche dem Aufbau des Lecideenthallus zu Grunde liegen, zusammenfassend hervorzuheben.

Das erste dieser Principien ist die Anpassung von Form und Structur des Consortiums an die Aufgabe der Kohlensäureassimilation. Ein zweites Princip zeigt sich in der Hervorbringung von Schutzmitteln für den Thallus im Ganzen wie für die Gonidien im Besonderen, ein drittes in der Bildung von Gewebe zur Aufspeicherung von Reservestoffen.

Den unvollkommensten Thallus unter den besprochenen Flechten besitzt die in Fig. 25 abgebildete Form von Biatora uliginosa. Derselbe besteht aus einem spinnwebigen Mycelium, dem einzelne Gonidienhaufen anhaften, die übrigens bei anderen Formen der gleichen Art zu einer mehr weniger dichten Kruste zusammenschliessen können. Die Apothecien entstehen hier ausser jedem Zusammenhang mit den Gonidien, was um so auffallender ist, da sonst bei den Flechten die Tendenz besteht, Gonidien sogar in das Gehäuse der Frucht aufzunehmen. Die in den Gonidienhaufen bereiteten Assimilate müssen daher den heranwachsenden Apothecien durch sehr dünne und dabei ziemlich lange Leitungsbahnen zugeführt werden. Man kann sagen, dass dieser spinnwebige Thallus noch wenig zweckmässig organisirt ist, auch fehlt es den Gonidien an allen Schutzeinrichtungen.

Diese letzteren werden von anderen Lecideen mit gleichfalls spinnwebigem Thallus in der vollkommensten Weise durch eine höchst merkwürdige Anpassung erreicht: dadurch, dass sich das ganze Consortium in einen Kalkstein verbirgt. Zu diesen „Kalkflechten" gehört z. B. Biatora rupestris, von Bachmann[1]) wurden Lecidea coerulea und Sarcogyne pruinosa eingehend beschrieben, und muss hier auf diese Darstellung verwiesen werden. Diese im Innern der Felsen wachsenden Flechten sind noch darum interessant, weil sie den Beweis liefern, dass schon auf dieser morphologisch unvollkommenen Stufe des Consortiums der Pilz ausschliesslich an die Aufnahme von Mineralstoffen adaptirt ist, also die gleiche Function versieht, wie die Wurzeln der höheren Pflanzen. Ferner scheint es mir sicher zu sein, dass diejenigen Arten, die den Zustand der „Kalkflechten" angenommen haben, damit unveränderlich stabilisirt wurden und phylogenetisch keine Zukunft mehr haben konnten; wenn ich meinerseits auch von den meisten der jetzt lebenden Flechtenarten glaube, dass sie sich im Optimum der Anpassung befinden, so ist es doch bei den Kalkflechten besonders schwierig, anderweite Formen sich vorzustellen, zu denen sie sich hätten fortentwickeln können. Daher ist es auch nicht auffallend, wenn ihr Consortium im Wesentlichen auf der Stufe des spinnwebenartigen Thallus stehen geblieben ist.

Eine weiter entwickelte Form des Thallus zeigt schon das als Beispiel herangezogene Biatoridium elegans. Von dieser Art existiren übrigens Varietäten, deren Thallus spinnwebig wie der von Biatora uliginosa ist, und die Uebergänge zu der gonidienfreien Gattung Biatorella darstellen. Bei Biatoridium, bei Bacidia rosella und vielen anderen Lecideen ist der krustenförmige Thallus übrigens in seinem Umriss noch ganz unbestimmt. Die horizontale Ausbreitung an der Oberfläche belichteter Gegenstände ist der Assimilation günstig, wenn auch bei den Consortien dieses Typus selten und nur in Anfängen für einen Schutz der Gonidien durch Berindung gesorgt wird; dagegen tritt überall dort, wo die Kruste ein wenig dicker wird, eine gonidienfreie Markschicht an der Unterseite der Kruste auf, die, wie bei Megalospora sanguinaria,

---

1) Bachmann, Der Thallus der Kalkflechten. Plauen 1892.

local ziemlich mächtig werden kann. Diese Differenzirung des Thallus in gonidienführende Schicht und Mark ist zunächst darauf zurückzuführen, dass Gonidien nur in den dem Lichte zugewandten Theilen dickerer Thalli einen Nutzen gewähren, dann aber kommt auch in Betracht, dass ein solcher dickerer Markkörper als Speicher von Reservestoffen für die Flechte wichtig ist. Besonders für die an dürren Orten wachsenden Flechten muss die Speicherung von Reservestoffen einen hohen Werth besitzen, das zeigt eine einfache Ueberlegung. Die Flechten können nur assimiliren und wachsen im durchfeuchteten Zustande. Sie werden daher im Allgemeinen nur an regnerischen oder nebeligen Tagen zur Assimilation gelangen können. Wenn sie nun an solchen Tagen mehr Kohlenhydrate produciren als sie während der gleichen Zeit zu Zwecken des Wachsthums und der Athmung verbrauchen, diese aber in Reservestoffbehältern ablagern, so haben sie dadurch das Material gewonnen, um in den Nächten, die schon durch Thaubildung die Flechten an den Felswänden befeuchten dürften, wachsen zu können.

Den unbegrenzten Krusten der zuletzt erwähnten Arten stehen die Thalli mit circumscripten, mehr oder weniger kreisförmig effigurirten Krusten, für welche Lecidea platycarpa als Beispiel gewählt wurde, noch sehr nahe. Bei diesen Arten, obwohl auch ihre Gestalt eine Anpassung an die Assimilation bedeutet, hat man den Eindruck, dass der Pilz einen wesentlichen Einfluss auf die Form des Consortiums gehabt hat. Jeder, der sich einmal mit der Kultur von Pilzmycelien auf Nährböden oder Flüssigkeiten befasst hat, wird sich erinnern, dass diese Mycelien eine Neigung zur Bildung von Kreisscheiben besitzen, eine Neigung, die wiederum eine einfache Folge des Bestrebens der gleich schnell wachsenden Myceläste ist, sich dahin zu richten, wo sie Platz finden, sich hierbei immer weiter verzweigend. Dass solche Kreisscheiben an sich schon eine, für einen assimilirenden Apparat günstige Form besitzen und nur der Einlagerung von Gonidien bedürfen, liegt auf der Hand, daher die Uebereinstimmung der effigurirten Krustenflechten sowohl mit der typischen Gestalt der Pilzmycelien wie mit derjenigen assimilirender Pflanzen, z. B. mit Ralfsia und Lithoderma. Geradezu blattartig differenzirt ist die Kruste von Buellia pulchella.

Während bei Megalospora wohl schon ein dickeres Mark gebildet wird, doch die Rindenbedeckung noch unvollkommen ist, findet sich eine Sonderung aller dieser Gewebe, Mark, Gonidienzone und schützende Rindendecke an der Oberfläche bei den höchst entwickelten Thallusformen der Lecideen, bei Psora und bei Thalloidima vesiculare. Diese beiden Pflanzen repräsentiren zugleich die beiden Grundformen, unter denen die Assimilationsorgane im Pflanzenreiche auftreten: das dorsiventrale, breite und flache Blatt und die radiär gebaute, aufrechte Binsenform; bei beiden Flechten liegen die Gonidien nahe der Oberfläche, beide sind in ihrer Art günstige Anpassungen zur Ausnutzung des Lichts. Die Körperform beider Flechten findet Analoga unter den Algen, die von Psora auch unter den Lebermoosen.

b) Der aufsteigende Stamm der Tribus (Baeomyceen).

Wie bei den Caliciaceen, so findet sich auch bei den Lecideaceen eine Reihe von Formen, die in fortschreitender Differenzirung eine ähnliche Vollkommenheit der Gestalt erreichen, wie sie uns bei jener Tribus in der Gattung Sphaerophoron entgegengetreten ist. Hierzu kommt bei den Lecideaceen ein Moment von grossem Interesse. Während auch der primäre Thallus in Thalloidima schon den Anfang zur Strauchform macht, tritt in den höheren Gruppen zur primären eine secundäre Thallusbildung hinzu, welche phylogenetisch aus dem Fuss des Apotheciums hervorgeht und bald einen solchen Aufschwung der Entwickelung nimmt, dass dagegen der primäre Thallus ganz zurücktritt, ja schwindet, und dass dann nur ein secundärer Thallus vorhanden ist, etwa vergleichbar einem älteren Stamme der Eiche oder Kiefer, in welchem lediglich durch secundäres Dickenwachsthum gebildete Gewebe noch vorhanden sind.

Um die Bedeutung dieser secundären Thallusbildung in ihrem vollen Umfange würdigen zu können, will ich ihre Besprechung anknüpfen an die Betrachtung des Thallus von Icmadophila.

13. *Icmadophila.*

Icmadophila aeruginosa bildet dünne, grüne Ueberzüge auf Torfboden, von denen die fleischfarbigen Apothecien sich scharf abheben (Fig. 38, *I*). Eine genauere Untersuchung des Thallus zeigt, dass derselbe im jüngsten Zustande aus lauter kleineren und grösseren, durch Mycelfäden verbundenen Körnern besteht, die später seitlich zu einer fortlaufenden Kruste aneinander schliessen (Fig. 39). Diese Körner bestehen aus einem gleichmässigen Gemenge von Hyphen und Gonidien, die letzteren sind sehr zahlreich; keinerlei Rindenschicht ist unterscheidbar. Dagegen wachsen auf der Unterseite der Körner farblose Hyphen



Fig. 38. *I* Icmadophila aeruginosa $\left(\frac{1}{1}\right)$. *II* Längsschnitt durch ein jüngeres, *III* desgl. durch ein älteres Apothecium nebst dem zugehörigen Secundärthallus $\left(\frac{20}{1}\right)$.

hervor, die bald nur als Mycelfäden erscheinen, bald sich zu einer ziemlich lockeren Markschicht miteinander verflechten. Einzelne dieser Thalluskörner beginnen dann, durch intercalares Wachsthum sich zu vergrössern. Auf Durchschnitten bemerkt man bald einen äusseren, gonidienreichen Mantel über einen aufgetriebenen, gonidienarmen Innenkörper sich hinwegziehen (Fig. 39 *b*), in dem letzteren schwinden die Gonidien zuletzt ganz, so dass er zu einem farblosen Marke wird. Ein solches vergrössertes Korn der Kruste ist der Anfang des secundären Thallus. Es wächst vertical empor, auf seinem Scheitel entsteht

die Anlage eines Apotheciums, durch welche die gonidienführende Aussenschicht durchbrochen, beziehungsweise auseinandergedrängt wird (Fig. 39 *a*).

Das Hymenium wird dadurch angelegt, dass aus den sonst ordnungslos verlaufenden Hyphen der Mantelschicht eine Anzahl Fäden parallel nach oben wachsen, deren Anzahl sich schnell vermehrt, so dass sie als ein farbloser, später gelblicher Fleck primordialer Paraphysen den gonidienführenden Mantel durchbrechen; anfangs bemerkt man zwischen diesen Paraphysen noch einzelne Gonidien, die später zu Grunde gehen (Fig. 39 *a*). Die Zahl dieser Paraphysen vermehrt sich fort und fort, bis der

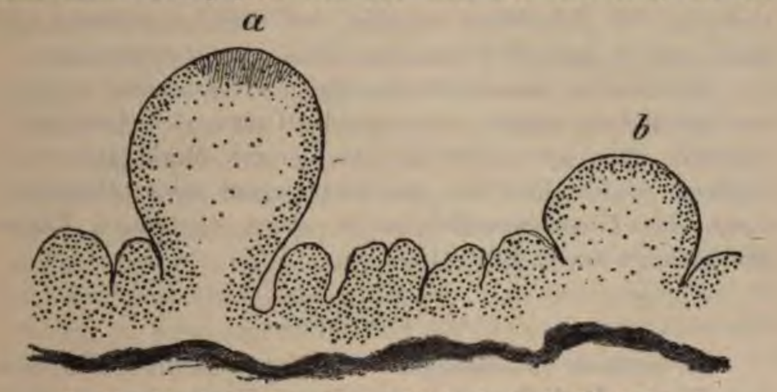


Fig. 39. Icmadophila aeruginosa. Schnitt durch die Thalluskruste; *b* ein Grosskorn, *a* Anfang eines Apotheciums $\left(\frac{60}{1}\right)$.

Scheitel des durch intercalares Wachsthum noch mehr erweiterten Grosskorns, des secundären Thallus, von einer leicht unterscheidbaren Hymenialfläche eingenommen ist, unterhalb deren dann gewöhnlich auch alle Gonidien verschwunden sind. Ein Durchschnitt durch einen derartigen secundären Thallus ergiebt im Innern ein farbloses Mark, der peripherische Theil des Schnittes wird eingenommen von dem mehr weniger unregelmässig dicken Gonidienmantel, über dem es zur Bildung einer eigentlichen Rinde nicht kommt; nur hier und da findet man einen ganz dünnen Ueberzug farbloser Hyphen (Fig. 38, *II*). In Fig. 38, *III* ist der Längsschnitt eines ausgewachsenen Apotheciums gezeichnet; hier hat die Fruchtschicht sich stark verbreitert, durch intercalares Wachsthum des Markes ist ein breites, fleischiges Gehäuse

entstanden, durch das die Gonidien weiter zurückgedrängt worden sind. Immerhin können einzelne Gruppen und Nester von Gonidien in das Gewebe des Markes, namentlich auch in das Gehäuse, eingeschlossen werden. Daraus aber, wie es bei Körber geschieht, die Zugehörigkeit von Icmadophila zu den Lecanoreen zu folgern, erscheint mir unrichtig, ich halte mit Nylander die engste Verwandtschaft von Icmadophila und Baeomyces für ganz unzweifelhaft, nur möchte ich nicht beide Gattungen vereinigen. Mir scheint Icmadophila verbindend zwischen Bacidia und Sphyridium zu stehen; diese Mittelstellung erstreckt sich sogar auf die Sporen, die bei Icmadophila farblos-zweizellig mitunter vierzellig, bei Sphyridium einzellig, bei Baeomyces roseus aber ganz variabel, nach Körber ein-, zwei- oder vierzellig sind.

Das Gewebe, das ich bei Bacidia und Biatoridium den Fuss des Apotheciums nannte, sehen wir bei Icmadophila beträchtlich erweitert, man kann eigentlich den ganzen Markkörper dahin rechnen. Dieser Fuss des Apotheciums mit seiner Bekleidung durch den Gonidienmantel ist zu einem secundären Thallus geworden, zu einem Podetium.

14. *Pycnothelia.*

Ich schliesse an Icmadophila zunächst Pycnothelia Papillaria, deren Verwandtschaft zu Icmadophila ich für ebenso nahe halte, als diejenige von Baeomyces.

Fig. 40 bringt eine Darstellung von der gleichfalls auf unseren Torfmooren wachsenden Pycnothelia Papillaria; *I* ist ein Exemplar mit den charakteristischen, aufgetriebenen Podetien, den Trägern der traubenförmig verzweigten Apothecien; *II* ein solches mit Pycniden, deren Träger viel kürzer und auch kleiner sind. Der vegetative Thallus besteht aus ganz ähnlichen grünen Körnern wie bei Icmadophila. Nach Krabbe[1]), der die Entwickelungsgeschichte von Pycno-

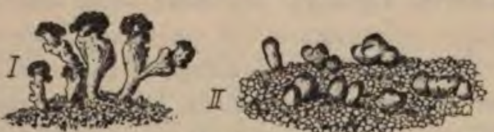


Fig. 40. Pycnothelia Papillaria. *I* Podetien mit Apothecien $\left(\frac{1}{1}\right)$. *II* desgl. mit Pycniden $\left(\frac{4}{1}\right)$.

1) Krabbe, Entwickelung, Sprossung und Theilung einiger Flechtenapothecien, Botan. Zeit. 1882.

thelia untersuchte, besteht das jüngste Stadium eines Podetiums aus einem der grün gefärbten Thalluskörner, die auch in ihrem Innern Gonidien enthalten, (l. c., S. 23, Taf. II, Fig. 10). Dann dehnt sich ein solches Korn durch intercalares Wachsthum, es differenzirt sich im Innern ein flockiges Mark, das später zerreisst, während auf dem Scheitel des jungen Podetiums, ganz wie bei Icmadophila, ein Hymenium entsteht (l. c., Fig. 12). Die nunmehr in allen Theilen fertige Anlage des Podetiums streckt sich zu der Grösse, die es im ausgewachsenen Zustande erreicht, während die Anlage des Apotheciums sich durch Sprossung verzweigt. Die pycnidenbildenden Podetien entstehen in der gleichen Weise.

Von Icmadophila unterscheidet sich Pycnothelia also hauptsächlich nur dadurch, dass seine Podetien höher sind, hohl werden, und dass die Apothecien, die exogen auf dem Scheitel entstanden sind, sich verzweigen. Wird diese Homologie zugegeben, so folgt daraus, dass auch der Fruchtträger von Icmadophila, zu dem eins der kleinen Körner des Thallus heranwächst, ein Podetium genannt werden kann. Ob das Podetium hohl ist, oder nicht, scheint mir von ganz untergeordneter Bedeutung zu sein; hat doch auch das Hohlsein von Pleurocybe keine Bedeutung für die Stellung dieser Flechte unter den Caliciaceen.

Diese Podetien von Icmadophila und Pycnothelia sind es, die ich im Gegensatz zu der körnigen Kruste des primären Thallus als secundäre Thallusgebilde bezeichne, da sie aus jenen durch einen Process secundären Wachsthums entstanden sind; zugleich sind diese Podetien die phylogenetische Fortentwickelung des Gewebes, das ich bei Biatoridium und Bacidia als Fuss des Apotheciums bezeichnet habe.

15. *Sphyridium.*

Neben Pycnothelia schliessen sich an Icmadophila eng die Gattungen Baeomyces[1]) und Sphyridium an, die Nylander sogar generisch damit vereinigte. Sphyridium byssoides oder

---

1) Baeomyces findet erst später seine Besprechung.

fungiformis besitzt eine körnige Thalluskruste, die ziemlich homogen den Erdboden überzieht, und aus der sich die mehr weniger lang gestielten, halb kugelig gewölbten Apothecien erheben. Dagegen besitzt Sphyridium placophyllum einen blattartigen Thallus mit eingeschnittenen Lappen, deren Oberfläche die gleichfalls gestielten, oft gespaltenen Apothecien entspringen (Fig. 41). Der Thallus dieser Flechte besteht aus einer Rindenschicht, Gonidienschicht und farblosen Markschicht, die Unterseite ist unberindet. Mitunter sind die Früchte sitzend, dann gleicht die Pflanze fast einer Psora. Den Bau der Thalluskruste von Sph. byssoides beschreibt Krabbe mit folgenden Worten (l. c. S. 4):



Fig 41.
Sphyridium placophyllum $\left(\frac{1}{1}\right)$.

„Nach Aussen hin vereinigen sich die Fasern mit ihren Enden zu einer meist sehr dünnen Rindenschicht, unterhalb welcher die Gonidien in einer solchen Anzahl zerstreut liegen, dass man häufig nur mit Mühe von dem Vorhandensein des Pilzgewebes in diesem Theile des Thallus Gewissheit erlangt (Taf. 2, Fig. 1). Mit Ausschluss der Rindenschicht sind die Gonidien in den meisten Fällen auf das ganze übrige Gewebe bis zum Substrat vertheilt; eine Markschicht gelangt daher nur selten und auch dann nur in geringem Maasse zur Entwickelung."

Die Entstehung der Apothecien ist bei beiden Arten von Sphyridium nach Krabbe die gleiche. Sie erfolgt wie bei Icmadophila und Pycnothelia exogen am Thallus, indem durch Aussprossung einer Gruppe von Rindenfasern neue Hyphen entstehen, aus denen sich die Anlage des Apotheciums entwickelt. Durch Streckung desjenigen Gewebes, das ich den Fuss des Apotheciums genannt habe, kommt dann der Fruchtstiel zu Stande, der bei Sphyridium byssoides in seiner Peripherie eine mehr weniger unterbrochene, gonidienhaltige Rindenschicht führen oder auch rindenlos sein kann; einzelne Gonidien fand ich durch den ganzen Fruchtstiel zerstreut bis dicht unter das Hymenium. Es erscheint somit der Fruchtstiel von Sphyridium dem secundären Thallus

von Icmadophila und Pycnothelia morphologisch gleichwerthig, und sofern er einen gonidienhaltigen Ueberzug trägt, wird er selbst ein secundärer Thallus.

Bevor wir den aufsteigenden Stamm der Lecideaceen weiter verfolgen, möchte ich kurz zweier Gattungen gedenken, die an Sphyridium sich anschliessen, aber mehr Auszweigungen des phylogenetischen Stammbaumes in gleicher Höhe darstellen.

16. *Gomphillus.*

Fig. 42 bringt eine Abbildung von Gomphillus calicioides zur Ansicht. Der Thallus ist eine dünne, über Moos sich hinwegziehende, am Rande gelappte Haut, die aus einem Hyphengeflecht mit eingestreuten Nestern von Gonidien besteht. Auf der Oberfläche dieses Thallus stehen die sphyridiumartigen, gestielten Früchte. Merkwürdig sind die sehr langen, fadenförmigen, vielzelligen Sporen. Trotz der habituellen Uebereinstimmung mit Sphyridium halte ich es übrigens nicht für ausgeschlossen, das Gomphillus direct von einem Pilzgenus abgeleitet werden kann; freilich ist mir ein derartiger Pilz nicht bekannt, doch wird der Gedanke nahe gelegt durch die Unvollkommenheit der Structur des Thallus von Gomphillus.



Fig. 42. Gomphillus calicioides $\left(\frac{6}{1}\right)$.

17. *Gymnoderma*[1]).

Die zweite dieser Flechten ist Gymnoderma coccocarpum vom Himalaya (Fig. 43). Der Thallus ist blattartig, zart, aufsteigend, auf der Unterseite weisslich. Die Oberseite ist von einer ziemlich dicken Rindenschicht eingenommen, darunter folgt

1) Nylander, Synopsis II, p. 26.

die Gonidienzone, unter dieser ein äusserst locker gewebtes Mark; die Unterseite ist nicht berindet (Fig. 43, *IV*). Die Früchte stehen auf dem Rande des Thallus, sind kurz gestielt und häufig zertheilt bis zur Bildung traubenförmiger Agglomerate (Fig. 43, *II* u. *III*). Die Sporen sind farblos, einzellig.



Fig. 43. *I* *Gymnoderma coccocarpum $\left(\frac{1}{1}\right)$. *II* Randständige Apothecien. *III* ein solches traubenförmig zertheilt $\left(\frac{4}{1}\right)$. *IV* Schnitt durch den Thallus $\left(\frac{50}{1}\right)$.

An Icmadophila lassen sich auch die beiden Genera Glossodium und Thysanothecium anschliessen, doch bedeuten sie wieder einen Fortschritt in aufsteigender Richtung, wenn auch in besonderen Bahnen. Beide Gattungen stimmen darin überein, dass sie ausser dem körnig-krustigen Primärthallus einen kräftig entwickelten secundären Thallus erzeugen, welcher, obwohl aufgerichtet, doch bilateral und monosymmetrisch ist und auf der einen Seitenfläche die ausgedehnten, an diejenigen von Peltigera erinnernden Apothecien trägt.

18. *Glossodium*[1]).

Fig. 44 ist der Darstellung von Glossodium aversum aus Neu-Granada gewidmet. *I* zeigt die primäre Thalluskruste, aus der sich vier, theils einfache, theils gespaltene secundäre, fertile Thalli erheben; die Vorderseite dieser zungenförmigen Podetien wird von dem ausgedehnten Hymenium, die Rückseite von einem gonidienreichen Mantelgewebe eingenommen. *III* zeigt einen Durchschnitt durch den Stiel eines Podetiums. Derselbe besteht aus einem ziemlich dichten, von parallelen, längslaufenden Hyphen gebildeten Mark, das von einem grobkörnigen, durch und durch gonidienführenden Mantel umgeben ist; mitunter bemerkt man in der Mitte des Marks den Anfang eines Hohlraums. Die Mantelhöcker des Podetiums ähneln den Körnern der pri-

1) Nylander, Synopsis I, p. 184.

mären Thalluskruste. *IV* zeigt, dass in der Höhe des Apotheciums diese Structur sich nicht ändert, nur tritt auf der einen Seite des hier stark abgeplatteten Podetiums das Hymenium an die Stelle des Gonidialmantels.

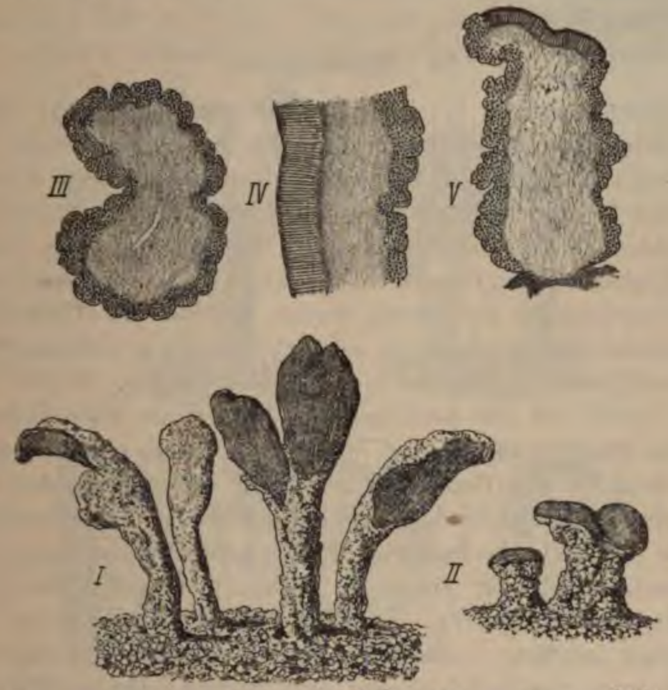


Fig. 44. *I* * Glossodium aversum $\left(\frac{2}{1}\right)$. *II* Junge Podetien $\left(\frac{4}{1}\right)$. *III* Querschnitt des Stiels eines älteren Podetiums $\left(\frac{12}{1}\right)$. *IV* Querschnitt eines Apotheciums $\left(\frac{12}{1}\right)$. *V* Längsschnitt eines jungen Podetiums $\left(\frac{12}{1}\right)$.

Als erste Anfänge der Podetien bemerkt man in der primären Kruste einzelne, mehr weniger vergrösserte Thalluskörner, in deren Innerem durch intercalare Wucherung sich ein farbloser Markkörper gebildet hat. Dann findet man noch grössere Körner, welche einem fertilen Thalluskorn von Icmadophila gleichen und auf ihrem Scheitel ein nahezu kreisrundes, horizontal stehendes Apothecium tragen (*II*, links). Hierauf beginnt das bilaterale

Wachsthum des Podetiums (*II*, rechts und im Längsschnitt *V*); das Hymenium, dessen Rand (*V*) vom Gonidialmantel begrenzt wird, geht allmählich aus der horizontalen in die Verticalstellung über, womit der Entwickelungsprocess abschliesst.

19. *Thysanothecium.*

Thysanothecium Hookeri aus Neuholland (Fig. 45) stimmt mit Glossodium in den Grundzügen des Aufbaues überein. Der Primärthallus ist eine lockere, aus kleinen und grösseren Körnern gebildete Kruste, aus den grösseren Körnern entwickeln sich die secundären Thalli, die Podetien. In Fig. 45, *V* ist der Längsschnitt eines solchen Grosskorns gezeichnet. Dasselbe zeigt einige Uebereinstimmung mit einem sterilen Thallus von Thalloidima. Im unteren Theile besteht es lediglich aus einem lockeren Mark, dessen Hyphen als Rhizinen in den Boden dringen. Weiter nach oben haben sich die peripherischen Hyphen zu einer dicht gewebten Rinde vereinigt, und soweit diese Rinde reicht, bemerkt man darunter eine Gonidienschicht. Die erste Anlage des Apotheciums oder, was in diesem Falle dasselbe ist, des Hymeniums, konnte ich nicht beobachten. Entwickelte Podetien tragen das Apothecium auf der einen der flachen Längsseiten als ausgebreiteten Ueberzug (*II*), die andere Seite ist frei davon und scheinbar mit längs verlaufenden Nerven versehen (*I*). Fig. 45, *I* ist ein aussergewöhnlich grosses, fächerförmig getheiltes Podetium von der sterilen Rückseite gesehen, die Structur derselben wird durch *III* und *IV* erläutert. Der Stiel ist im Querschnitt mehr weniger kreisrund. Seine Peripherie wird gebildet von einer hornartig verdichteten Rinde, die aber in eine grössere Anzahl von Längsstreifen zerklüftet ist. Nur auf der Innenseite dieser Rindenstränge sieht man die in den Figuren durch Punkte angedeuteten, ziemlich spärlichen Gonidien liegen. Das Innere des Podetiums ist von dem lockerfaserigen Marke erfüllt, das sich aber stellenweise auch in solide Stränge zu verdichten vermag, die denen der Rinde entsprechen (*IV*). Auf der Rückseite des breiten, fertilen Theiles des Podetiums sind die festen Rindenstränge noch zahlreicher, sie sind es, die den Eindruck einer Berippung hervorrufen. Auch hier liegen auf der Innenseite

jedes Rindenstranges Gonidien. Dann folgt das lockere Markgeflecht, und in diesem haben sich ziemlich nahe unter dem Hymenium viele isolirte Hornstränge ausgeschieden, welche im Querschnitt eine den Rindensträngen der Rückenfläche entsprechende Schicht bilden. Dass dies aber keine Rindenstränge sind, sondern verdichtete Markstränge, geht daraus hervor, dass

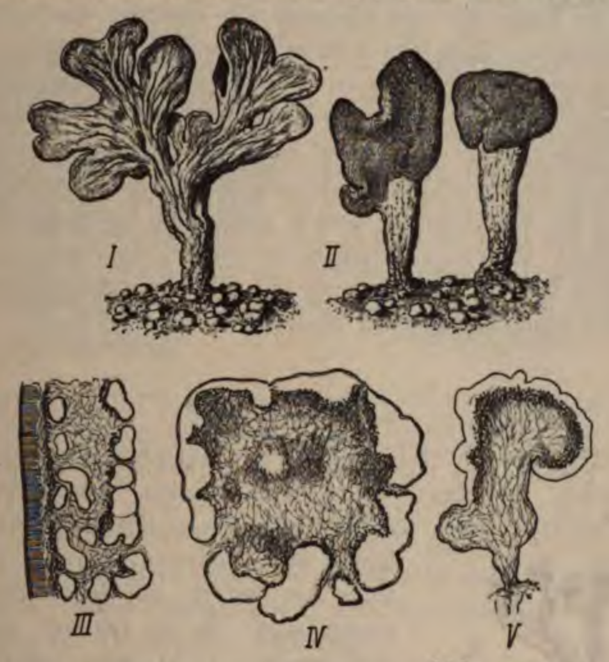


Fig. 45. *I, II* *Thysanothecium Hookeri $\left(\frac{2}{1}\right)$. *III* Querschnitt des Apotheciums $\left(\frac{30}{1}\right)$. *IV* Querschnitt eines Podetiumstieles $\left(\frac{30}{1}\right)$. *V* Längsschnitt eines Grosskorns der Thalluskruste $\left(\frac{30}{1}\right)$.

ausserhalb derselben, zwischen ihnen und dem Hymenium, beziehungsweise dem dünnen, aus dichteren Fasern gebildeten Hypothecium, sich eine Gonidienschicht findet (*III*).

Von Glossodium unterscheidet sich Thysanothecium also, abgesehen von den verdichteten Strängen in Rinde und Mark, hauptsächlich dadurch, dass unter dem ganzen Hymenium sich eine gonidienführende Gewebeschicht hinzieht, während bei

Glossodium das Hymenium unmittelbar auf dem farblosen Marke ruht, geradezu die Stelle des gonidienführenden Mantelgewebes einnimmt. Es ist von einigem Interesse, dass bei zwei einander so ähnlichen und zweifellos miteinander verwandten Flechten die eine ein Gonidienlager im Hypothecium besitzt, die andere nicht; und will man diese Schicht als Excipulum auffassen, so hätte die eine Gattung ein eigenes, die andere ein Thallusgehäuse. Dass das Auftreten eines Thallusgehäuses nicht unter allen Umständen einen systematischen Unterschied von Bedeutung ausmacht, wird noch an anderen Stellen hervorgehoben werden; hier sei nur auf die Caliciaceen zurückverwiesen.

Neben diese beiden bilateralen Flechten, deren jede ein Endglied der Entwickelung bildet, glaube ich als radiären Typus die Gattung Pilophoron stellen zu sollen, die sich wie jene, namentlich in Uebereinstimmung mit Glossodium, phylogenetisch an Icmadophila anschliessen dürfte.

20. *Pilophoron.*

In Fig. 46 sind Habitusbilder von Pilophoron robustus und P. Cereolus gezeichnet. Aus dem basalen, körnig-krustigen Primärthallus erheben sich die apothecientragenden secundären Thalli oder Podetien, die bei der letzteren Art einfach, bei der ersteren verzweigt sind. Soviel ich aus dem mir vorliegenden, nicht ganz vollständigen Material zu erkennen vermochte, wachsen die Podetien aus einzelnen Körnern des Primärthallus heran. In Fig. 47, *I* ist der Querschnitt eines Podetiums von Pilophoron robustus gezeichnet. Er zeigt einen soliden, fest gewebten, aus vorwiegend längs verlaufenden Hyphen gebildeten Markkörper, der von einem locker gewebten, tief eingeschnittenen und dadurch in Körner oder Höcker umgewandelten Mantel umgeben ist. Im Innern dieser Mantelhöcker liegen die Gonidien, es dürfte der Mantel der primären Thalluskruste entsprechen. Der Längsschnitt eines Apotheciums ist in Fig. 47, *II* dargestellt. Man



Fig. 46.
I Pilophoron robustus $\left(\frac{1}{1}\right)$.
II P. Cereolus $\left(\frac{1}{1}\right)$.

sieht das Hyphengewebe des centralen Markkörpers unterhalb des dicken, schwärzlich gefärbten Hypotheciums sich lockern, der Mantel bleibt scharf gegen das Mark abgesetzt, obgleich der unterhalb der Gonidien liegende Theil desselben hier an Mächtigkeit zugenommen hat und somit ein äusseres Mark bildet. Das Hymenium erscheint tief abwärts gebogen und verleiht dadurch dem ganzen Apothecium eine kopfförmige Gestalt.



Fig. 47. Pilophoron robustus. *I* Querschnitt des Podetiums $\left(\frac{50}{1}\right)$. *II* Längsschnitt des Apotheciums $\left(\frac{30}{1}\right)$.

21. *Stereocaulon.*

Durch Pilophoron wird meines Erachtens das schöne und artenreiche Genus Stereocaulon mit den bisher betrachteten Gattungen der Lecideaceen verknüpft.

Bei Stereocaulon findet sich, wie bei den übrigen Gattungen der Gruppe, eine Sonderung in primären und secundären Thallus, wenn auch vielleicht nicht bei allen Arten. Der primäre Thallus besteht, worin alle Autoren übereinkommen, in einer horizontalen, aus distincten Körnern oder Schuppen gebildeten Kruste.

Wainio[1]) hat wohl zuerst beobachtet, dass die Körner der primären Kruste in die secundären Thalli auswachsen, die ich auch bei Stereocaulon Podetien nennen werde.

Verhältnissmässig leicht lässt sich die Entwickelung der Podetien aus Körnern der Primärthallus bei dem kleinen Stereocaulon condensatum verfolgen (Fig. 48, *II*). In der Zeichnung

1) Wainio, Brasil. I, p. 67.

sind zwei apothecientragende Podetien wiedergegeben, daneben einige einzeln wachsende Körner des primären Thallus und ein dicht gedrängter Haufe derselben, endlich junge, noch sterile Podetien in verschiedener Grösse.



Fig. 48. *I* Ein Zweig von Stereocaulon incrustatum $\left(\frac{1}{1}\right)$. *II* Gruppe von St. condensatum $\left(\frac{6}{1}\right)$. *III* *St. ramulosum $\left(\frac{1}{1}\right)$. *IV* ein Phyllocladium von St. ramulosum $\left(\frac{6}{1}\right)$. *V* eine Zweigspitze von St. denudatum $\left(\frac{6}{1}\right)$.

Bei St. condensatum können die Podetien einfach bleiben, bei den übrigen Arten verzweigen sie sich mehr weniger reichlich durch Dichotomirung des Scheitels (Fig. 48, *I* St. incrustatum und *III* St. ramulosum aus Südamerika). Hierbei erreichen die meisten Arten eine recht ansehnliche Höhe. Schwendener, dem wir die erste genauere Untersuchung der anatomischen Structur des Thallus von Stereocaulon verdanken, hat gezeigt, dass die Podetien aus einem centralen, ziemlich

dichtfilzigen, doch nicht lückenlosen Markcylinder bestehen, der von einem peripherischen, lockerfaserigen Mantelgewebe umgeben wird, in dem nesterweise die Gonidien liegen. Diese Gonidiengruppen des Mantels liegen aber oft so weitläufig und zerstreut an den Hauptachsen des Podetiums, dass die Oberfläche derselben ein weissfilziges Aussehen hat, und wegen dieser relativ geringen Menge von Gonidien ist die assimilirende Thätigkeit des Mantelgewebes der Hauptachsen jedenfalls eine sehr geringe und höchstens derjenigen des Stengels einer Dikotyle vergleichbar. Dafür besitzt aber Stereocaulon eigene Assimilationsorgane in den zahlreichen kleinen Adventivästen, welche die Oberfläche der Podetien bedecken, und die wegen ihrer Aehnlichkeit mit Blättern von Th. Fries Phyllocladien genannt worden sind; ich meinerseits würde kaum Bedenken tragen, sie Blätter zu nennen.

Diese Phyllocladien gleichen, worauf in der einschlägigen Literatur mehrfach hingewiesen ist, den Körnern des primären Thallus in den Fällen, wo man letzteren genauer kennt. Sie besitzen bei den meisten Arten die Gestalt kleiner, traubenförmig verzweigter Körner, so bei St. condensatum, incrustatum, denudatum u. A. (Fig. 48, *I*, *II*, *V*); bei St. coralloides gleichen sie fingerförmig eingeschnittenen Blättchen (Fig. 49, *I*), bei St. ramulosum sind es gabelig getheilte, oft beträchtlich verlängerte Zweige (Fig. 48, *IV*). Die Verästelung dieser Phyllocladien beruht auf Dichotomie, beziehungsweise Polytomie ihres Scheitels; ihr innerer Bau ist nach Schwendener im Princip der gleiche, wie der der Stämme. Da aber das Mantelgewebe der Phyllocladien dicht angefüllt ist mit Gonidien, so versehen sie für die ganze Pflanze die gleiche Rolle, wie die grünen Laubblätter für die Phanerogamen.

Manche Arten von Stereocaulon scheinen sich noch eines accessorischen Assimilationsorgans zu erfreuen, der Cephalodien. Indem ich für Einzelheiten auf die bezüglichen Untersuchungen Schwendener's und Forssell's verweise, sei hier nur im Allgemeinen bemerkt, dass man unter den Cephalodien Auswüchse des Thallus versteht, die mit blaugrünen Algen angefüllt sind. Wenn diese Cyanophyceen zunächst auch als gallenbildende Parasiten am Consortium von Stereocaulon anzusehen sind, so ist es doch wohl möglich, dass sie der Gesammtpflanze einen

Ueberschuss an Assimilaten zu Gute kommen lassen, dass also Stereocaulon neben den eigenen grünen Gonidien sich auch noch gewisse Nostocaceen für den Erwerb von Kohlenstoffverbindungen dienstbar zu machen weiss.

An der Basis bilden die Podetien bei mehreren Arten besondere Haftorgane aus. Bei St. ramulosum ist es eine Haftscheibe, bei St. coralloides ein System wurzelartig verzweigter Rhizinen (Fig. 48, *III* und 49, *I*).



Fig. 49. *I* unterer Theil eines Thallus von Stereocaulon coralloides mit Rhizinen und Phyllocladien $\left(\frac{3}{1}\right)$. *II* Längsschnitt des Apotheciums von St. denudatum $\left(\frac{90}{1}\right)$; der im Präparat getroffene Theil des Mantels war ganz frei von Gonidien.

Die Apothecien stehen terminal an den grösseren Aesten. Im Jugendzustande sind sie schüsselförmig und zeigen einen eingebogenen Rand, mit Ausdehnung der Hymenialscheibe werden sie tellerförmig-flach, dabei kann ein schmaler Rand des Gehäuses stehen bleiben, wie bei St. denudatum (Fig. 48, *V*, Fig. 49, *II*); oder der Rand des Hymeniums überwölbt das Gehäuse, so bei St. incrustatum, alpinum und den meisten Arten, und schliesslich kann die Scheibe kopfförmig-convex werden, wie bei Cladonia und Pilophoron (St. ramulosum, Fig. 48, *III*). Das Gehäuse wird von dem sich erweiternden Markstrang des Podetiums gebildet (Fig. 49, *II*), — man könnte auch sagen, das Podetium

ist der mächtig entwickelte und strauchartig ausgebildete Fuss des Apotheciums. Die Sporen finden sich zu acht im Schlauch, sind farblos, nadelförmig, vier- und mehrzellig und erinnern an diejenigen von Bacidia.

22. *Argopsis*[1]).

Mit **Nylander** und **J. Müller Arg.** schliesse ich an Stereocaulon die in den höheren Gebirgen von Kerguelensland gefundene Argopsis Friesiana. Ich zweifele nicht an der nahen Verwandtschaft der beiden Genera. Der Hauptunterschied liegt jedenfalls nur in den Sporen, die bei Argopsis mauerförmig - parenchymatisch sind. In Fig. 50, *I* ist eine fertile Pflanze mit etwas beschädigter Haftscheibe gezeichnet, daneben in *II* ein Zweig mit Phyllocladien und Cephalodien, die beide an die gleichen Organe von Stereocaulon erinnern. Die Aeste bestehen aus einem soliden Markcylinder und einem lappig eingeschnittenen Mantelgewebe, dem die Gonidien eingebettet sind (Fig. 51, *I*), die aber bald zu Grunde gehen, so dass die Pflanze nur mit den Phyllocladien assimilirt. Die terminal stehenden Apothecien sind im ausgewachsenen Zustande tellerförmig-flach mit verschwindendem Rande, jüngere Früchte sind schüsselförmig (Fig. 51, *II*), der Rand des Gehäuses, der wie bei Sterocaulon anatomisch zum Markcylinder gehört, tritt hier über die Scheibe hervor. Unter



Fig. 50. *I* *Argopsis Friesiana $\left(\frac{1}{1}\right)$. *II* Ein Zweig mit Phyllocladien und Cephalodien $\left(\frac{8}{1}\right)$.

1) Vergl.: **Müller Argov.** in Forschungsreise S. M. S. „Gazelle“, Pilze u. Flechten, p. 7.

der Schlauchschicht liegt ein kohliges Hypothecium, wie bei Pilophoron, das Mantelgewebe tritt am Stiel des Apotheciums erst in einzelnen, mehr weniger zusammenfliessenden Körnern auf. An älteren Podetien wird das gesammte Mantelgewebe abgestossen, der Markcylinder zeigt dafür ein intercalares, ungleichmässiges Dickenwachsthum, wobei er sich an der Oberfläche durch ziemlich tiefe Längsfurchen zerklüftet. Nur an den Phyllocladien hält der assimilirende Mantel vor. Die Cephalodien sind

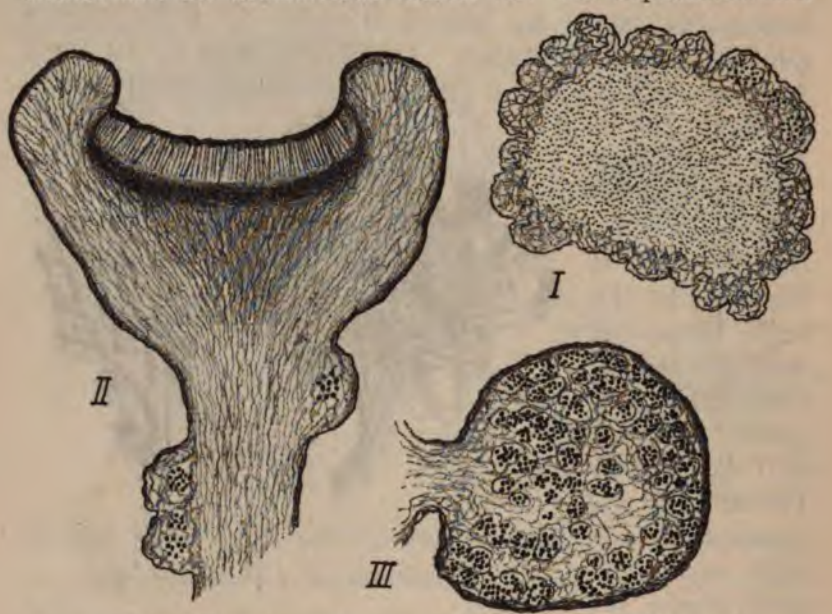


Fig. 51. *Argopsis Friesiana. *I* Durchschnitt eines Zweiges $\left(\frac{50}{1}\right)$. *II* Längsschnitt eines Apotheciums $\left(\frac{40}{1}\right)$. *III* Durchschnitt eines Cephalodiums $\left(\frac{80}{1}\right)$.

kopfförmige, gestielte, aus dem Mantelgewebe hervorgehende Auswüchse (Fig. 50, *II* und Fig. 51, *III*). Auf dem Durchschnitt zeigen sie ein ziemlich lockeres Hyphengeflecht mit eingeschlossenen Nestern blaugrüner Zellen, die mir zu einer Gloeocapsa zu gehören scheinen.

Das Podetium von Argopsis ist demjenigen von Stereocaulon homolog, darum auch homolog dem secundären Thallus der Baeomyceen überhaupt. Es ist nach dem mir zur Einsicht vorliegenden Material nicht zu entscheiden, ob Argopsis überhaupt

einen primären Thallus besitzt; doch unzweifelhaft scheint mir seine Uebereinstimmung mit dem Podetium von Pilophoron. Die primäre Thalluskruste muss nicht nur in der ontogenetischen, sondern auch in der phylogenetischen Entwickelung schwinden können. Darum stehe ich auch nicht an, von einem Podetium bei Argopsis zu sprechen und möchte nunmehr diesen Begriff folgendermassen definiren: Podetium ist ein mehr weniger assimilirendes Thallusgebilde, das einem Apothecienfuss homolog ist.

Argopsis bildet nach meiner Auffassung das Endglied einer von Icmadophila ausgehenden Entwickelungsreihe, welche die Genera Pilophoron und Stereocaulon einschliesst.

23. *Baeomyces.*

Mit Baeomyces kehren wir zu Icmadophila, dem Ausgangspunkte dieser ganzen Flechtengruppe zurück, da beide Genera zweifellos enge Beziehungen zu einander haben; werden sie doch von Nylander sogar generisch vereinigt.

In Fig. 52 ist ein Stück einer fructificirenden Kruste von B. roseus gezeichnet. Der horizontale Thallus ist körnig-krustig, er zeigt nach Krabbe[1]) gesondert Rinde, Gonidienschicht und Mark. Die nahezu kugeligen Apothecien stehen auf einem verlängerten, durch Streckung des Apotheciumfusses entstandenen, aus völlig gonidienfreiem Markgewebe gebildeten Stiel. Im Habitus erinnert die Flechte durchaus an Sphyridium byssoides, unterscheidet sich von diesem aber durch die abweichende Entwickelung der Früchte. Dieselben entstehen nicht exogen an der Thalluskruste, sondern sie werden nach Krabbe (l. c., Taf. II, Fig. 5 u. 6) endogen in der Markschicht des Thallus angelegt und durchbrechen später die Gonidienschicht und die Rinde.



Fig. 52.
Baeomyces roseus $\left(\frac{1}{1}\right)$.

1) Krabbe, Entwickel., S. 12.

Weil der Fruchtstiel von Baeomyces sich niemals mit einem Gonidienmantel bekleidet, so kann man ihn kein Podetium nennen; dennoch ist er einem Podetium homolog, daran kann auch der endogene Ursprung nichts ändern. Sphyridium byssoides bildet das vermittelnde Glied zwischen Baeomyces und den Lecideaceen mit wirklichen Podetien, da sein Fruchtstiel bald ohne, bald mit Gonidienmantel vorkommt.

24. *Cladonia*[1]).

Auch für die Cladonien hat Krabbe[2]) eine endogene Entstehung des Apotheciums im Primärthallus nachgewiesen. Auch bei ihnen ist das Apothecium gewöhnlich gestielt, aber dieser Stiel wird durch eine Bekleidung mit gonidienhaltigem Mantelgewebe zum Podetium, zum secundären Thallus.

Die durch einen fast unglaublichen Formenreichthum ausgezeichnete Gattung Cladonia hat in neuester Zeit durch Wainio[3]) und Krabbe so ausgezeichnete monographische Bearbeitungen erfahren, dass ich unter Verweisung auf diese Werke mich hier um so kürzer zu fassen vermag.

Der Primärthallus von Cladonia ist meistens blattartig, von dorsiventralem Bau mit unberindeter Unterseite, er entspricht also demjenigen von Sphyridium placophyllum und von Gymnoderma (vergl. Fig. 43, S. 110); viel seltener ist er körnig-krustig wie derjenige von Sphyridium byssoides und von Baeomyces. Dabei zeigt sich als Regel, dass die Blattschuppen des Primärthallus von Cladonia relativ um so grösser sind, je weniger der Secundärthallus entwickelt ist, während sich der krustenförmige Thallus nur bei wenigen Arten mit reich ausgebildetem Secundärthallus findet. Weil die Arten mit hoch entwickeltem Secundärthallus aus Formen mit wenig entwickelten Podetien entstanden sein dürften, so wird man innerhalb des Genus Cladonia den körnigen Thallus als eine rudimentäre, durch Schwund entstandene Bildung

---

1) Vergl. hierzu auch Abhandlung I in Bd. XXVI der Jahrbücher.

2) Krabbe, Entwickel. und besonders: Entwickelungsgeschichte und Morphologie der polymorphen Flechtengattung Cladonia, 1891.

3) Wainio, Monographia Cladoniarum universalis, I, 1887. Der soeben erschienene zweite Band dieses Werkes konnte nicht mehr benutzt werden.

auffassen müssen. Da überdies der krustenförmige Thallus nicht persistirt, sondern verschwindet, sobald die in ihm entstandenen Podetien gross genug sind, um durch eigene Assimilation sich selbst zu ernähren, so hat er physiologisch in diesen Fällen nur die Bedeutung eines Protonemas oder Prothalliums.

Gewöhnlich theilt man die Arten von Cladonia in zwei Reihen, welche danach unterschieden werden, ob ihre Apothecien karminroth oder bräunlich gefärbt sind. Wenn auch auf chemischen Ursachen beruhend, kann man dies Merkmal insofern doch als ein rein „morphologisches" ansehen, als in demselben sich keinerlei Anpassung an eine Function oder einen biologischen Zweck nachweisen lässt. Aus diesem Grunde kann man den Lichenologen auch gerne zustimmen, welche diese Farbendifferenz zum obersten Eintheilungsprincip der Arten gemacht haben.

In beiden Reihen von Cladonia, der rothfrüchtigen und der braunfrüchtigen, finden wir einen analogen Entwickelungsgang insofern, als der secundäre Thallus bei den verschiedenen Arten ähnliche Steigerungen in der Differenzirung erkennen lässt, doch ist die Formenreihe der braunfrüchtigen Arten eine reichere, mannigfaltigere, es gelangen in ihr Typen zur Ausprägung, die unter den rothfrüchtigen nicht vorkommen.

Bezüglich der anatomischen Structur sei hier auf die Arbeiten von Schwendener, Bornet, Krabbe und Wainio verwiesen; ich werde nur gelegentlich auf dieselbe eingehen und beabsichtige den Formenreichthum der Gattung nur in aller Kürze an einigen Beispielen zu erläutern.

Ich beginne mit der rothfrüchtigen Artenreihe. In Fig. 53 sind eine Anzahl Darstellungen der brasilianischen Cl. miniata mitgetheilt. Ihre Apothecien sitzen ohne eigentliches Podetium auf dem Rande des Primärthallus; wo sie terminal auf einem Stiel sich zu erheben scheinen, halte ich diesen für entstanden aus einem eingerollten, zusammengewachsenen und aufgerichteten Thalluslappen, worüber ich mich in Abhandlung I bereits ausgesprochen habe; freilich stand mir nicht ganz befriedigendes Untersuchungsmaterial zur Verfügung. Bei dieser Art würde man daher von Pseudopodetien sprechen können. Als assimilirendes Organ functionirt hier dauernd der relativ sehr grosse, flach blattartige Primärthallus, die als Pseudopodetien erscheinenden

Theile desselben kommen neben den flachen Thallusabschnitten wenig in Betracht.

Dann haben wir in dieser Reihe Arten mit becherförmigem Secundärthallus, echten Podetien, die morphologisch Apothecienstielen homolog sind und als das hauptsächliche Assimilations-



Fig. 53. *Cladonia miniata. *I* steriler Thallus; *II* bis *V* fructificirende Thalli $\left(\frac{1}{1}\right)$. *VI* Durchschnitt eines Apotheciums $\left(\frac{12}{1}\right)$. [*VI* nach Eschweiler copirt.]

organ der Pflanze fungiren. Die in Fig. 54 dargestellte Cladonia deformis mag als besonders hoch entwickeltes Beispiel dieses Typus dienen; dieselbe besitzt unter den in diese Gruppe gehörigen Arten noch relativ grosse primäre Thallusblättchen, allein die assimilirende Fläche derselben tritt doch gegenüber derjenigen

des Podetiums bereits sehr zurück. Fig. 54, *I* ist ein kleineres Pflänzchen mit wohl ausgebildetem Becher, dessen Randzacken an der Spitze Pycniden tragen. *II* ist eine wiederholt aus dem Rande proliferirende Becherform; die Becher des oberen Stockwerks tragen an ihren Prolificationen mehrfach Apothecien.



Fig. 54. Formen von Cladonia deformis.

III ist eine ähnliche, noch reicher verzweigte und noch reichlicher Apothecien tragende Form. *IV* ist eine Form mit vielen primären Thallusblättern und drei Podetien, die übereinstimmend an der Spitze sich nicht zu Bechern erweitert haben. *V* eine Becherform, deren Rand zu pfriemlich zugespitzten Hörnern aussprosst. *VI* endlich ist das Basalstück eines alten, halb vermoderten Podetiums, das sich mit secundären Thallusblättchen

bedeckt hat, und welchem ausserdem verschiedene adventive Becher neu entsprosst sind.

Wenn wir als flache Laubblätter und als Binsen die beiden Haupttypen der Assimilationsorgane der höheren Gewächse bezeichnen können, so treten uns beide Typen im Primärthallus und in den säulenförmigen Podetien der Fig. 54, *IV* bei Cladonia deformis entgegen; beide aber finden ihre Vereinigung in der Becherform, die unter Beibehaltung des radiären Baues doch eine analoge Flächenentwickelung anstrebt, wie wir sie im normalen Laubblatt verkörpert sehen. Der Becher oder Trichter der Cladonien hat die Erweiterung der assimilirenden Oberfläche der Pflanze zu bewirken, daneben ist er auch nützlich zum Auffangen von Regen und Thau.



Fig. 55.
I Cladonia bacillaris $\left(\frac{1}{1}\right)$. *II* *Cl. leporina $\left(\frac{1}{1}\right)$.

In Fig. 55, *I* ist eine kleine Gruppe fruchtender Cl. bacillaris dargestellt. Hier sind die primären Thallusblättchen schon zu sehr kleinen, den Boden locker bedeckenden Schüppchen geworden, während die stielrunden Podetien der Becherbildung entbehren, aber auch noch wenig oder gar nicht verzweigt sind, sie stellen eine nahezu reine Binsenform dar.


Fig. 56. Cladonia alcicornis $\left(\frac{2}{1}\right)$; links ein Thallus mit Becher und Apothecien, rechts ein solcher mit Pycniden.

Dieser Typus der rothfrüchtigen Arten endigt in einer reich verzweigten Strauchform, der Cl. leporina (Fig. 55, *II*) aus Nordamerika. Hier sind gar keine primären Schüppchen mehr auffindbar, sie werden bei dieser Pflanze wohl nur eine protonematische Rolle spielen.

Die Beispiele aus der braunfrüchtigen Reihe der Cladonien beginne ich mit Cl. alcicornis (Fig. 56), die durch den grossen ausdauernden Primärthallus ein Seitenstück zu Cl. miniata bildet. Allein Cl. alcicornis hat echte, trichterförmige Podetien, auf deren Rand die Apothecien sitzen.



Fig. 57.
Verschiedene Formen von Cladonia fimbriata $\left(\frac{1}{1}\right)$.

Die äusserst vielgestaltige Cl. fimbriata möge als Parallelform zu Cl. deformis angeführt sein (Fig. 57). Becher- und Binsenformen treten hier hervor mit Uebergängen zur Strauchform. Diese letztere findet sich dann ausschliesslich ausgeprägt bei der gleichfalls vielgestaltigen Cl. furcata (Fig. 58), von der die unter *IV* abgebildete Form mit secundären Thallusblättchen bedeckt ist, wie der beblätterte Stengel eines Mooses oder einer Phanerogame. Den Abschluss der Entwickelung erreicht die Strauchform in Cl. rangiferina (Fig. 59), bei welcher der Primärhallus bis zu einer nur prothallinisch wirkenden Kruste reducirt

ist. *I* ist ein Pycniden tragendes Exemplar der typischen Form von Cl. rangiferina; von unten her in langsamer Vermoderung begriffen, wächst es am Gipfel weiter. Die dichotom verzweigten Hauptachsen sind ausgesprochen negativ geotropisch, während die assimilirenden und in ihren Spitzen fructificirenden, radiär



Fig. 58. Verschiedene Formen von Cladonia furcata $\left(\frac{1}{1}\right)$.

gebauten Kurztriebe blattartig abstehen. Diese endigen in einen Büschel von kleinen Zweigen, in deren Endzacken die Pycniden sitzen (*II*). *III* ist ein ähnlicher Zweig von einem Apothecien tragenden Exemplar, derselbe ist an der Spitze perforirt, um die Oeffnung stehen die letzten Auszweigungen in wirtelförmiger Anordnung. *IV* ist ein Stück des krustenförmigen Primärthallus mit jungen Podetien in verschiedenen Entwickelungsstufen. *V* der Gipfel einer sehr fein und reich verzweigten Form der Var. silvatica,

VI die Spitze eines Zweiges einer merkwürdigen, von Arnold entdeckten Form der Var. alpestris. In dieser Form zeigen die Zweigspitzen nicht nur die Tendenz zur Becherbildung, sondern diese etwas unvollkommenen Becher erreichen auch die Dimension der grössten bechertragenden Arten. Mir scheint diese Form

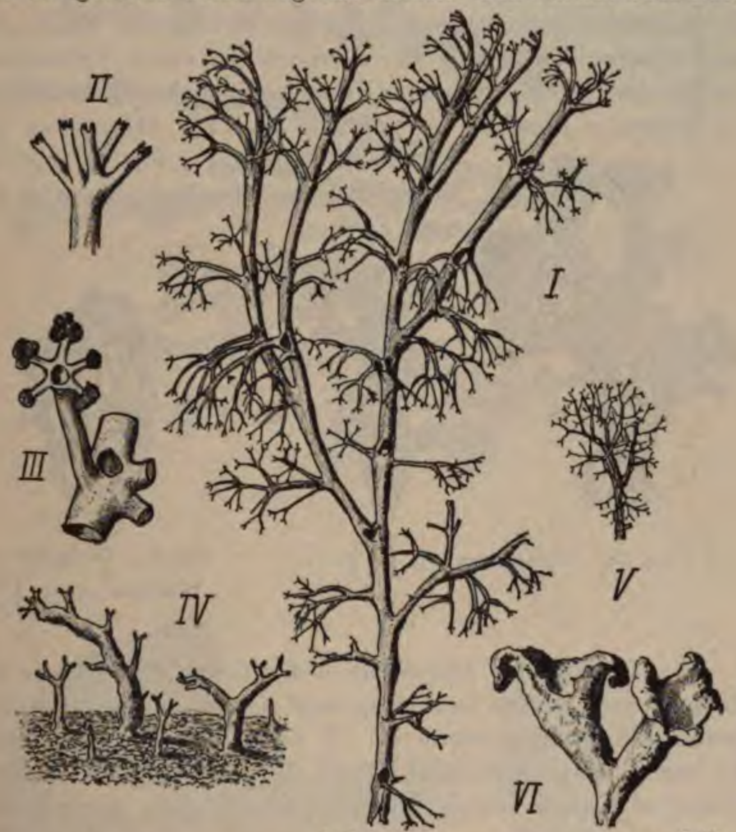


Fig. 59. *I* Cladonia rangiferina $\left(\frac{1}{1}\right)$. *II* Zweigspitze mit Pycniden $\left(\frac{6}{1}\right)$. *III* Apothecien $\left(\frac{6}{1}\right)$. *IV* Primärkruste mit jungen Podetien $\left(\frac{6}{1}\right)$. *V* Zweig der Var. silvatica tenuis $\left(\frac{1}{1}\right)$. *VI* Zweigspitze der Var. alpestris vesiculosa $\left(\frac{1}{1}\right)$.

sehr bemerkenswerth für die Beurtheilung der Variation und Formänderung in der Gattung Cladonia, indem danach die Schwankungen des morphologischen Gleichgewichts Becherformen auch bei einer typisch ganz becherlosen Art hervorzubringen vermögen, während Cl. fimbriata den entgegengesetzten Fall repräsentirt.

An die Strauchformen schliesst sich, als eine ganz eigenartige Abwandlung des Typus, doch durch Uebergangsarten mit jener verknüpft, Cl. retipora aus Australien (Fig. 60). Bei dieser Pflanze ist der Hohlcylinder des Podetiums mit zahlreichen Perforationen bedeckt, die morphologisch den Perforationen von Cl. rangiferina entsprechen, und deren biologischer Effect dem einer feineren Zertheilung der Körpermasse durch Verzweigung gleichkommt. Die Art besitzt Formen mit dickeren Stämmchen und grösseren Maschen (*I*) und mit dünneren Stämmchen und engeren Maschen (*II*); Fig. 61 zeigt die Entstehung der Maschen an der Spitze eines Zweiges.



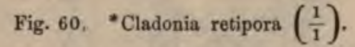

Fig. 60. *Cladonia retipora $\left(\frac{1}{1}\right)$.


Fig. 61. Zweigspitze von *Cladonia retipora $\left(\frac{30}{1}\right)$.

Wenn wir in Cl. rangiferina und retipora die Extreme der Strauchformen kennen lernten, so zeigt sich eine bemerkenswerthe Fortbildung der Becherform bei Cl. verticillata (Fig. 62), indem hier die Tendenz hervortritt, durch Wiederholung der Becherbildung in immer erneuten Aussprossungen Pflanzen mit grösserer Assimilationsfläche hervorzubringen. Auch bei dieser Art können secundäre Thallusblättchen am Rande der Becher auftreten. — Um wenigstens von einer der podetientragenden Arten von Cladonia den Durchschnitt des Podetiums und eines Apotheciums mitzutheilen, wurden dieselben in Fig. 63 von Cl. verticillata abgebildet. *I* ist ein Stück des Querschnittes eines Becherstiels; der in seiner Aussenschicht Gonidien führende Mantel ist von einer hornartig dichten Rinde überzogen, die Markhyphen bilden gleichfalls ein verdichtetes, knorpelartiges Gewebe, dann folgt der

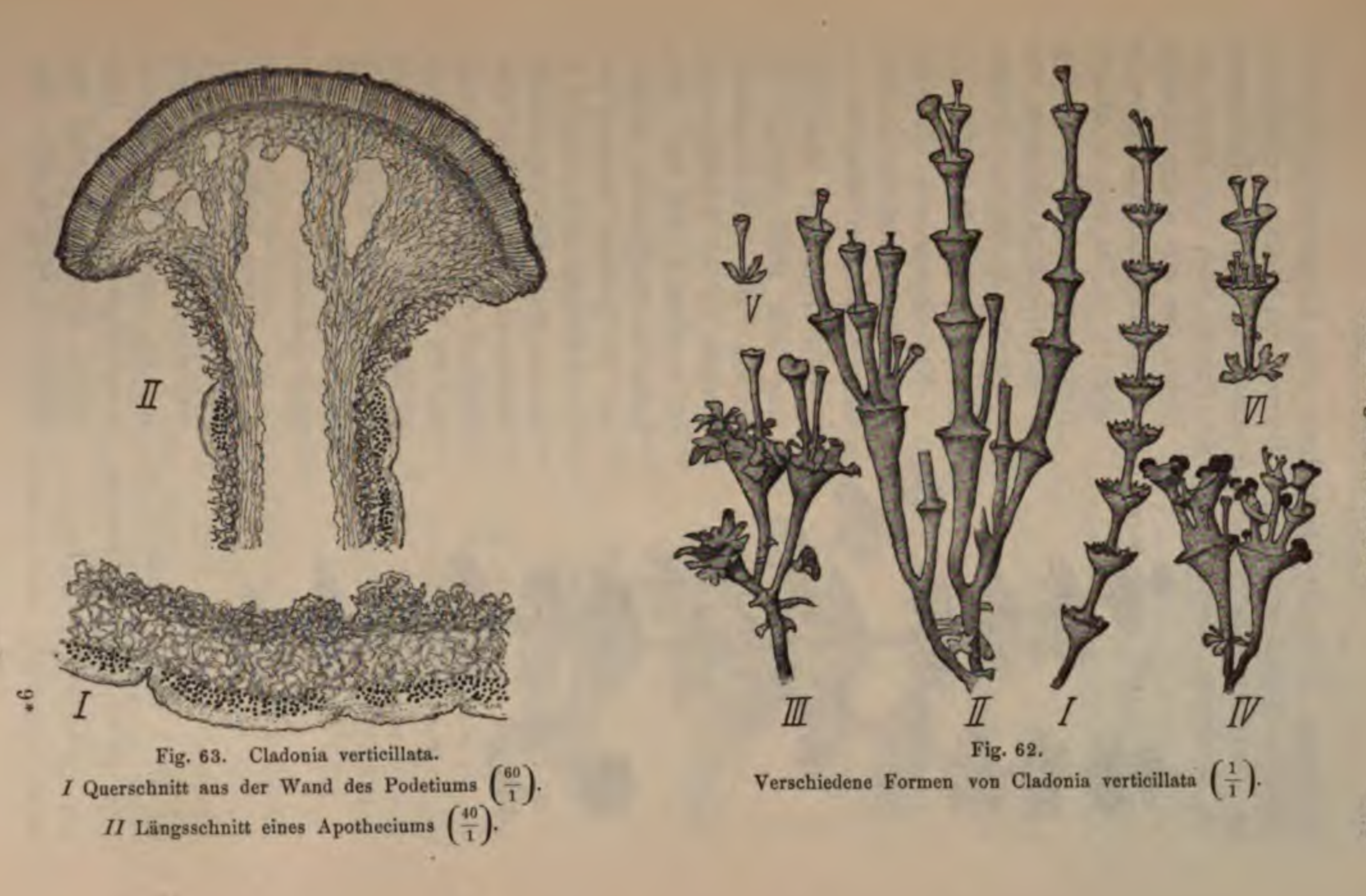


Fig. 63. Cladonia verticillata.
I Querschnitt aus der Wand des Podetiums $\left(\frac{60}{1}\right)$.
II Längsschnitt eines Apotheciums $\left(\frac{40}{1}\right)$.

Fig. 62.
Verschiedene Formen von Cladonia verticillata $\left(\frac{1}{1}\right)$.

Hohlraum. *II* ist der Längsschnitt eines Apotheciums, der Bau desselben stimmt mit dem von Stereocaulon überein, nur entsteht im Innern des Markes durch Auseinanderreissen der Markfasern ein Hohlraum. Das Gehäuse der Frucht wird vom Mark gebildet, das sich weiter abwärts mit lockerfilzigem Mantelgewebe umgiebt, in das sich in einiger Entfernung vom Rande der Frucht Gonidien einlagern, um weiter abwärts mit einer dichten Rinde bekleidet zu werden.



Fig. 64. *I* *Cladonia verticil… *a* ein Apothecium $\left(\frac{1}{1}\right)$. *II* … mit Apothecium (…

Die Sporen von Cladonia sind farblos, länglich, einzellig, selten zwei- oder mehrzellig.

Den Gipfel der Entwickelung und Differenzirung erreichen die bechertragenden Formen in der brasilianischen Cl. verticillaris (Fig. 64). Hier haben wir den gleichen Aufbau, wie die grössten Formen von Cl. verticillata ihn besitzen, d. h. auseinander hervorsprossende Stockwerke von Bechern; aber während die häufigeren Formen der Cl. verticillata keineswegs so lange Ketten von Bechern bilden, ist diese Kettenbildung bei Cl. verticillaris ganz constant geworden.

Der i… verwandtschaftliche Z…hang von Cl. verti… verticillata tritt au… Blick für … geübte … nsoweni… in Zwe…

Cl. verticillaris den fortentwickelten Typus von Cl. verticillata darstellt, während letztere wieder eine in bestimmter Richtung fortentwickelte Cl. gracilis genannt werden könnte. Das Eigenthümliche von Cl. verticillaris besteht darin, dass die Becher tief zerschlitzt sind bis nahe an die Hauptachse des Podetiums, und dass diese Zipfel sich wie ein Blattwirtel verhalten, so dass der Habitus der Pflanze einer Characee fast ähnlicher wird als dem einer gewöhnlichen Becherflechte.

Diese blattartigen Zipfel des Becherrandes stehen horizontal oder biegen sich leicht nach abwärts; was aber das Interessanteste ist, sie werden in ihrer anatomischen Structur bilateral-symmetrisch und dorsiventral. Ausserdem entspringen an ihnen häufig secundäre Thallusblättchen, deren flächenförmige Ausbreitung mehr weniger in die Ebene des Wirtels fällt. Vermuthlich gleichen diese secundären Blättchen den Schuppen des primären Thallus; an älteren Exemplaren findet man von den letzteren nichts mehr, sie sind am unteren Ende vermodert, während sie am oberen fortwachsen, ganz wie Cl. rangiferina.



Fig. 65. *Cladonia verticillaris. *I* Zipfel des Becherrandes mit zwei secundären Thallusblättchen $\left(\frac{4}{1}\right)$. *II* Durchschnitt eines Thallusblättchens $\left(\frac{30}{1}\right)$. *III* Durchschnitt eines Becherzipfels $\left(\frac{30}{1}\right)$.

In Fig. 65, *I* ist die Endigung eines Becherzipfels mit zwei secundären Thallusblättchen gezeichnet; *II* ist der Durchschnitt eines solchen Blättchens, sein Bau entspricht ganz dem für den Primärthallus von Cladonia üblichen, oben eine durchsichtige, hornartige Rinde, darunter ein lockeres Hyphengeflecht, dessen oberster Schicht die Gonid[illegible] eingelagert sind. *III* endlich ist der Durchschnitt eines [illegible]fels. Dem inneren Hohlraum zunächst liegt die bei [illegible]n in allgemeiner Verbreitung vorkommende hornart[illegible]cht, dann folgt lockeres Mantelgewebe, das aber [illegible]ber[illegible] Gonidien enthält und auch nur auf der [illegible]rch anatomisch der blattartige, dorsi-

ventrale Charakter dieser Thallusauszweigungen zum Ausdruck gelangt. Der Querschnitt der Achse des Podetiums von Cl. verticillaris gleicht demjenigen von Cl. verticillata, während der Bau des Bechers bei beiden Arten ein ganz verschiedener ist; bei der letzteren Art sind auch die Becher radiär gebaut, sie tragen Rinde und Gonidien auf beiden Seiten.

Wenn wir noch einmal die Ausprägung des Thallus, des assimilirenden Vegetationskörpers von Cladonia im Zusammenhang überblicken, so können wir uns dem Eindrucke nicht verschliessen, dass diese eine Gattung Formen umfasst, durch die wir an Riccia und Anthoceros einerseits, an Bryum, Sphagnum, Chara, Polypodium und Selaginella andererseits erinnert werden. Dennoch glaube ich, dass zwischen Cladonia und den Lecideen eine Continuität homologer Typen durch Baeomyces und Icmadophila hergestellt wird.

C. Graphidaceen.

Die Graphidaceen sind, wie die Lecideaceen, zweifellos eine polyphyletische Tribus, deren Gattungen sich aus verschiedenen Discomyceten entwickelt haben. Sie stehen dabei den Lecideaceen ausserordentlich nahe, die Grenzen beider Tribus fliessen ineinander, und die Lichenologen stimmen unter sich keineswegs überein in der Ziehung dieser Grenzen.

Die beiden wichtigsten Merkmale der Graphidaceen sind nur typische, nicht absolute, d. h. sie gelten wohl für die Mehrzahl der Arten, doch nicht für alle: ich meine die Lirellenform der Apothecien und den Umstand, dass ihre Gonidien gewöhnlich zum Algengenus Chroolepus (Trentepohlia) gehören. Denn es giebt unzweifelhafte Graphidaceen mit kreisrunder Scheibe der Frucht und wiederum andere, deren Gonidien von Palmella, Protococcus oder Phyllactidium gebildet werden. Aus diesen Gründen fehlt es an diagnostischen Kriterien, um die Tribus gegen die Lecideaceen in voller Schärfe abzugrenzen, und soviele Untersuchungen auch schon über die Graphidaceen veröffentlicht worden sind, habe ich doch den Eindruck, dass ihre Systematik einer gründlichen Reform bedürftig ist.

Der wichtigste Umstand, welcher die Ursache der engen Verwandtschaft bildet zwischen den Lecideaceen und den Graphidaceen, ist darin zu erblicken, dass verschiedene Genera der letzteren gleichfalls von Pilzen aus der Familie der Patellariaceen abstammen. Auf der anderen Seite ist aber dem Umstande, dass die Mehrzahl der zweifellosen Graphidaceen Chroolepus-Gonidien besitzt, immerhin Gewicht beizulegen. Die Graphidaceen-Pilze sind im Consortium offenbar ganz besonders und vorzugsweise den Algen aus der Gattung Chroolepus angepasst.

Im Einzelnen bedarf die Frage des Zusammenhangs der Graphidaceen mit den Discomyceten einer eingehenden monographischen Untersuchung, zu der die nachstehenden Zeilen nur die Anregung geben möchten; ich muss mich auf kurze Hindeutungen beschränken, zu denen mir wiederum die bereits mehrfach citirte, treffliche Zusammenstellung der deutschen Discomyceten von Rehm den Anlass bietet.

1. *Placographa.*

Die Abstammung der Gattung Lecidea im engeren Sinne wurde oben (vergl. S. 91) auf das Patellariaceen-Genus Patinella sect. Eupatinella zurückgeführt. Rehm zieht (l. c., S. 313) zu Patinella als zweite Section mit länglichen Apothecien Placographa, repräsentirt durch Pl. flexella, die wegen ihrer gonidienlosen Apothecien ein echter Pilz ist. Ich meinerseits möchte vorschlagen, Placographa flexilis und verwandte Arten wegen der länglichen Apothecien doch als besonderes Genus von Patinella mit rundlichen Apothecien getrennt zu halten und zugleich den Gattungsnamen in Mycoplacographa umzuwandeln, da Placographa tesserata eine echte Flechte ist.

Placographa tesserata bildet gefelderte Krusten auf Granitblöcken im Hochgebirge. Fig. 66, *I* ist ein Habitusbild, *II* ein Durchschnitt durch Thallus und Apothecien. Der Thallus besteht aus einem relativ dicken, locker gewebten Mark, das durch zahlreiche Spalten in Felder zerklüftet ist und auf der Lichtseite einen gonidienführenden Mantel darstellt; die Gonidien gehören zum Chroolepus-Typus. Die Apothecien sind in ein dickes, kohliges Gehäuse eingeschlossen. Sie entsprechen einzeln oder

zu mehreren einer Thallusscholle, die Schwärzung setzt sich fort bis in den unteren, locker gewebten Basaltheil; die Fruchtscheibe ist linienförmig schmal, so dass der Querschnitt der Lirellen an den Querschnitt von Perithecien erinnert.



Fig. 66.
I Placographa tesserata $\left(\frac{4}{1}\right)$. *II* Durchschnitt $\left(\frac{60}{1}\right)$.

Da auf jeden Fall die Pilze Patinella und Mycoplacographa sehr nahe miteinander verwandt sind, so werden durch Placographa tesserata die Tribus der Lecideaceen und Graphidaceen auf das Engste miteinander verknüpft.

2. *Melaspilea.*

Ein zweites Patellariaceen-Genus, das theils zu den Pilzen, theils zu den Flechten und zwar den Graphidaceen gestellt wird, ist Melaspilea. Ich möchte die gonidienlosen Arten in Analogie mit den früheren Fällen Mycomelaspilea nennen (vergl. darüber Rehm, l. c., S. 362), dagegen den Namen Melaspilea auf die zugehörigen Flechten beschränken. — In Fig. 67 ist ein Habitusbild der brasilianischen Art, M. brasiliensis[1]), mit Chroolepus-Gonidien gezeichnet.



Fig. 67. Melaspilea *brasiliensis $\left(\frac{4}{1}\right)$.

1) Vergl.: Wainio, Brasil. II, p. 167.

3. *Arthonia.*

Auch die Gattung Arthonia ist theils gonidienlos — für diese schlage ich den Namen Mycarthonia vor —, theils besitzt sie einen mit Gonidien ausgestatteten Thallus. In Fig. 68, *I* ist ein Habitusbild von Arthonia cinnabarina, in *II* ein Durchschnitt gezeichnet, der den nahezu homogenen Thallusmantel — die Gonidien gehören zu Chroolepus — sowie das für diese Gattung charakteristische, gehäuselose Apothecium zeigt. Bemerkt mag noch sein, dass auch Arthonia-Arten mit Pleurococcus-Gonidien vorkommen.



Fig. 68.
I Arthonia cinnabarina $\left(\frac{6}{1}\right)$. *II* Durchschnitt $\left(\frac{150}{1}\right)$.

4. *Lecanactis.*

An die Patellariaceen dürfte sich auch die Gattung Lecanactis anschliessen, deren Begrenzung bei den verschiedenen Lichenologen eine sehr abweichende ist. Ich habe mich an diejenige Definition des Genus gehalten, wie sie sich z. B. bei Tuckerman findet, während Nylander von den beiden in Fig. 69 abgebildeten Arten die erste zu Lecidea, die zweite zu Opegrapha stellt.

In Fig. 69, *I* ist Lecanactis abietina dargestellt mit rundlichen Apothecien, in *II* L. lyncea mit Apothecien, die theils rund, theils länglich und dann meist gekrümmt, mitunter sogar verzweigt sind; diese eine Species liefert schon den Beweis, dass die Lirellenform der Frucht kein Merkmal von absoluter Giltigkeit ist. *III* ist eine Zeichnung des Durchschnittes von L. abietina.

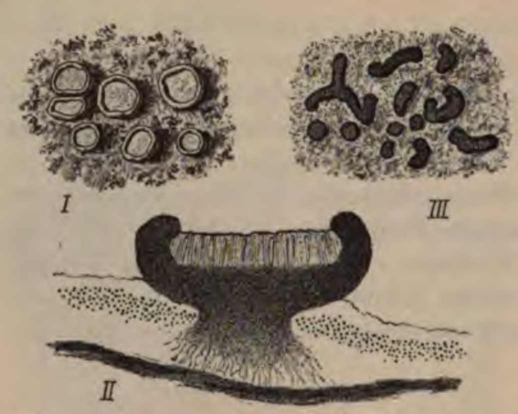


Fig. 69. *I* Lecanactis abietina $\left(\frac{4}{1}\right)$. *II* Durchschnitt von L. abietina $\left(\frac{40}{1}\right)$. *III* Lecanactis lyncea $\left(\frac{4}{1}\right)$.

Der Thallus bildet eine homogene Kruste, zu unterst ein lockeres, farbloses Mark, darauf eine Schicht mit Chroolepus-Gonidien, endlich eine mehr weniger entwickelte Rinde aus unregelmässig verlaufenden Hyphen gebildet. Das Gehäuse ist durchweg verkohlt, und wie bei Placographa tesserata reichen dunkel gefärbte Hyphen bis auf die Basis der Markschicht hinab.

4. *Platygrapha* und *Pilocarpon*.

Auf die Patellariaceen glaube ich auch zurückführen zu sollen Platygrapha und Chiodecton, die von Wainio[1]) unter dem letzteren Namen generisch vereinigt werden. Fig. 70, *I* ist ein Habitusbild von Platygrapha periclea; *II* ein Durchschnitt bei mittlerer, *III* bei stärkerer Vergrösserung.



Fig. 70. *I* Platygrapha periclea $\left(\frac{4}{1}\right)$. *II* Durchschnitt $\left(\frac{100}{1}\right)$. *III* Rand des Apotheciums $\left(\frac{200}{1}\right)$.

Der krustenförmige Thallus ist homöomer, keinerlei Sonderung von Mark oder Rinde ist vorhanden, sein lockeres Hyphengeflecht ist ganz von den grossen, gewöhnlich kugelig abge-

1) Brasil. II, p. 137.

rundeten Chroolepus-Gonidien erfüllt. Das gleichfalls ganz locker gewebte Gehäuse der Frucht ist gegen den Thallus wenig scharf abgesetzt, der Seitenrand ist farblos, das Hypothecium kohlig; die Hyphen des letzteren reichen bis auf die unterste Hyphenschicht des Thallus hinab, aus der das Apothecium zu entspringen scheint. Mitunter findet man einzelne Gonidien noch im Gehäuse der Frucht, dicht neben der Schlauchschicht.

In die nächste Verwandtschaft von Platygrapha periclea gehört, wie ich glaube, auch Pilocarpon leucoblepharum.

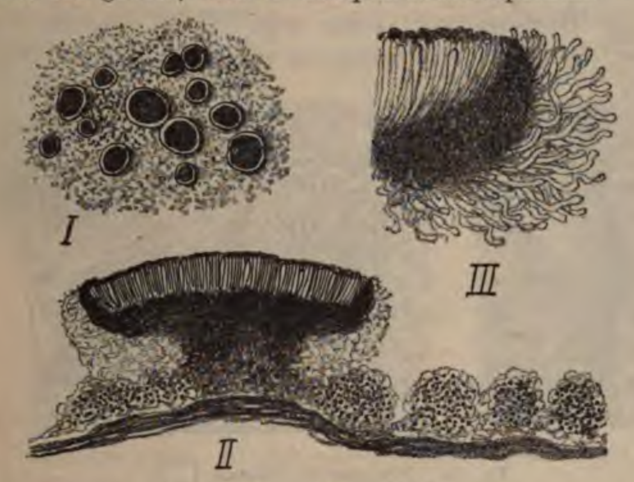


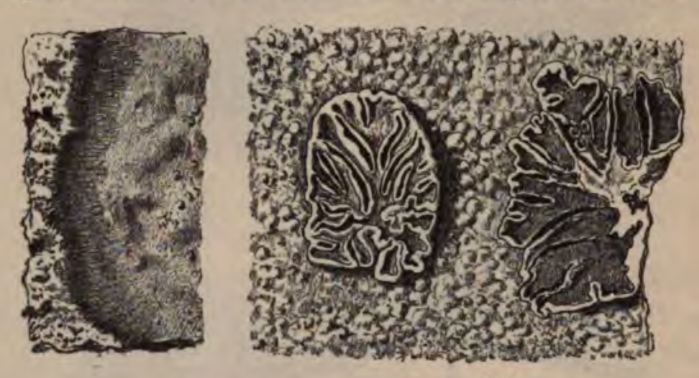
Fig. 71. *I* Pilocarpon leucoblepharum $\left(\frac{9}{1}\right)$. *II* Durchschnitt durch Thallus und Apothecium $\left(\frac{90}{1}\right)$. *III* Rand des Apotheciums $\left(\frac{250}{1}\right)$.

Wainio[1]) hat auf diese Art, die Nylander zu Lecidea rechnet, ein besonderes Genus gegründet und dies sogar zum Repräsentanten einer besonderen Tribus erhoben.

Fig. 71 ist der Darstellung von Pilocarpon leucoblepharum gewidmet. Man sieht, diese Flechte unterscheidet sich von Platygrapha periclea hauptsächlich dadurch, dass innerhalb des äusseren, aus lockeren, farblosen Hyphen gebildeten Gehäuses der Frucht noch ein dichteres, kohliges, inneres Gehäuse be-

1) l. c., II, p. 88.

steht, oder mit anderen Worten, dass das kohlige Hypothecium seitlich die Schlauchschicht umfasst. Der Thallus besteht an den von mir untersuchten und abgebildeten, aus Deutschland stammenden Exemplaren aus mehr weniger isolirten lockeren, von Gonidien erfüllten Hyphenknäueln. Die Gonidien sollen nach Wainio protococcisch sein; ich bin über ihre Natur nicht ganz in's Klare gekommen und möchte fast glauben, dass sie theils zu Pleurococcus, theils zu Chroolepus [1]) gehören. Entscheidend für den systematischen Rang dieser Pflanze dürfte die Natur der Gonidien wohl kaum sein. Wenn wir aber berücksichtigen, welche Verschiedenheiten in Bezug auf den Bau des



Fgi. 72. Platygrapha *dilatata $\left(\frac{4}{1}\right)$.

Gehäuses innerhalb der Gattungen Chiodecton und Graphis vorkommen, wird man kaum geneigt sein, Pilocarpon leucoblepharum von Platygrapha generisch zu trennen.

Eine besonders schöne Flechte ist die in Fig. 72 abgebildete Platygrapha dilatata aus Südamerika. Links ist der aus radiär verlaufenden, dunkelfarbigen Hyphen gebildete Rand der Thalluskruste gezeichnet, rechts ein älterer, mit vielen Warzen bedeckter Theil des Thallus, auf demselben ein jüngeres und ein älteres Apothecium mit zertheilten Hymenialflächen. Das Gehäuse besteht, wie bei Pl. periclea, aus ganz locker miteinander verflochtenen Hyphen.

---

1) Ich fand bestimmt Chroolepus-Zellen im Thallus, doch könnten dieselben ja zufällig mit eingeschlossen gewesen sein.

5. *Chiodecton.*

Mit dem Namen Chiodecton hat man seit Acharius Graphideen bezeichnet, die den eben unter Platygrapha behandelten Formen verwandt sind, bei denen aber mehrere Apothecien von einem gemeinsamen Thallusgehäuse umschlossen werden, das man in diesem Falle ein Stroma nennt. In Fig. 73 ist das im tropischen Amerika verbreitete Ch. sphaerale gezeichnet.



Fig. 73. Chiodecton *sphaerale $\left(\frac{4}{1}\right)$.



Fig. 74. Pachnolepia lobata $\left(\frac{5}{1}\right)$.

6. *Pachnolepia.*

Mit Chiodecton wird von Nylander auch Pachnolepia lobata vereinigt, eine seltene, Steinblöcke krustenartig überziehende Flechte, deren Thallus stalactitenförmig emporragende Warzen treibt, welchen die Früchte meist in Mehrzahl eingebettet sind (Fig. 74).

7. *Graphis.*

Die Gattungen Graphis und Opegrapha stehen einander morphologisch so nahe in der von Tuckerman vertretenen Auffassung ihrer Abgrenzung, dass ich mich auf die Erörterung von Graphis hier beschränken will.

In Bezug auf diese Gattung ist die Abstammung zweifelhaft. Ich möchte es keineswegs für ausgeschlossen halten, dass sich nicht ein Zusammenhang, eine nähere Verwandtschaft mit den Patellariaceen wird feststellen lassen, es scheint mir der Bau des Gehäuses mancher Graphis-Arten demjenigen von Placographa ziemlich nahe zu kommen. Dem gegenüber spricht

Rehm es aus (l. c., S. 1), dass durch die Form des Apotheciums Opegrapha für nahe verwandt mit den Hysteriaceen erachtet werden müsse, einer Gruppe von Discomyceten, die nach der Eintheilung Rehm's den Patellariaceen recht fern steht. Es ist diese Aehnlichkeit im Bau der Frucht von Opegrapha, manchen Graphis-Arten und den Hysteriaceen gewiss nicht zu verkennen, allein es bedarf erneuter Untersuchungen, um festzustellen, ob dieser Aehnlichkeit eine wirkliche Verwandtschaft entspricht, und wenn dies der Fall sein sollte, so ist weiter zu prüfen, ob nicht Hysteriaceen und Patellariaceen näher miteinander verwandt sind, als man gewöhnlich annimmt. Ich möchte glauben, dass die Graphidaceen dazu dienen könnten, um diese beiden Pilzfamilien einander näher zu verbinden.

Ich komme zur Mittheilung einiger Beispiele aus der artenreichen Gattung Graphis, die geeignet sein werden, zu zeigen, wie heterogene Formen man in dieser Gattung vereinigt, und vielleicht wird eine zukünftige, von künstlichen Merkmalen mehr als bisher absehende Eintheilung dahin gelangen, die Gattung Graphis zu theilen.



Fig. 75. *I* Graphis *lobata. *II* Gr. *atroalba. *III* Gr. dendritica. *IV* Gr. elegans. *V* Gr. *grammitis. *VI* Gr. *includens. (Sämmtlich $\frac{4}{1}$.)

In Fig. 75 ist der Habitus sechs verschiedener Arten von Graphis wiedergegeben. *I* ist die brasilianische Gr. lobata mit kreisrunder Fruchtscheibe; *II* ist Gr. atroalba, gleichfalls aus Brasilien; *III* Gr. dendritica mit sternförmig gestellten Apothecien und flacher, zum Theil fast randloser Fruchtscheibe; *IV* ist Gr. elegans mit wurmförmigen Früchten und linienförmiger Scheibe;

V ist wiederum eine brasilianische Art, Gr. grammitis, deren Früchte in die Thalluskruste eingesenkt sind, und auch *VI* stammt aus Brasilien[1]), Gr. includens, welche kräftig entwickelte Thalluswarzen besitzt, in deren Innerem die Früchte stecken und mit schmalen Längsritzen an die Oberfläche hervortreten.

Von den letzten drei Arten findet man in Fig. 76 die Durchschnitte. *I* gehört zu Gr. elegans, deren Thallus, wenigstens soweit er Gonidien führt, hypophlöodisch ist, man sieht die Gonidien zwischen abblätternden Peridermalagen. Oberhalb des Periderma erhebt sich nur das kohlige Gehäuse des Apotheciums.

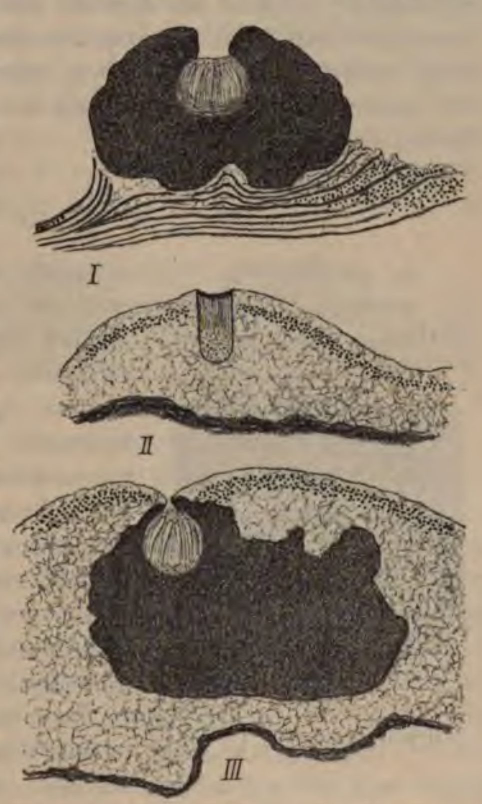


Fig. 76. *I* Querschnitt von Graphis elegans. *II* Desgl. von Gr. *grammitis. *III* Desgl. von Gr. *includens. (Sämmtlich $\frac{60}{1}$.)

Den schärfsten Gegensatz hierzu bildet der Durchschnitt von Gr. grammitis (*II*). Der epiphlöodische Thallus besteht aus einem mächtig entwickelten, lockeren Mark, einer continuirlichen Gonidienschicht und darüber einer gleichfalls locker gewebten Rinde. Das Apothecium ist in den Thallus eingesenkt und entbehrt fast ganz des eigenen Gehäuses, darin einer Arthonia nicht unähnlich.

Gr. includens (Fig. 76, *III*) vereinigt im Durchschnitt gewissermassen die beiden vorigen Arten. In den stalactitenförmig emporragenden Warzen des Thallus befinden sich

1) Für diese brasilianischen Arten von Graphis vergl. Wainio, l. c. II, p. 96 ff.

eingeschlossen mehrere, durch ein dickes, kohliges Gehäuse von unregelmässigem Umriss verbundene Apothecien; der Schnitt trifft häufig nur ein einzelnes. Das Hymenium öffnet sich in einer äusserst schmalen Linie, insofern nähert sich der Bau dieses Gehäuses dem der Verrucariaceen weit mehr, als dem von Gr. elegans. Sonst kann man das Gehäuse von Gr. includens dem dieser letzteren Art vergleichen, es ist aber vom Thallus überwallt, der ein äusseres Gehäuse um dasselbe bildet. Gr. includens ist noch bemerkenswerth durch die grossen, mauerförmig parenchymatischen, meist einzeln in den Schläuchen enthaltenen Sporen, während Gr. grammitis acht vierzellige und Gr. elegans 6—8 zwölfzellige Sporen im Schlauch besitzt.

8. *Glyphis.*

In die nächste Verwandtschaft von Graphis gehört auch die tropische Gattung Glyphis, die von Wainio als Section zu Graphis gezogen wird. Glyphis verhält sich zu Graphis, wie Chiodecton zu Platygrapha, indem mehrere Apothecien durch ein gemeinsames Thallusgehäuse zu einem sogenannten Stroma vereinigt werden. Fig. 77 bringt eine Abbildung der südamerikanischen Gl. cicatricosa. Es ist nicht zu verkennen, dass die zusammengesetzten Apothecien von Glyphis durch Uebergangsformen mit den einfachen von Graphis verknüpft sind, so dass der generische Werth von Glyphis in der That zweifelhaft erscheint.



Fig. 77.
* Glyphis cicatricosa $\left(\frac{4}{1}\right)$.

9. *Xylographa.*

Die Arten von Xylographa wachsen an alten Holzplanken. In Fig. 78 ist die nordamerikanische X. opegraphella abgebildet, deren Thallus eine ziemlich dicke, rissig gefelderte Kruste darstellt, in welcher die zu Protococcus oder Pleurococcus gehörigen

Gonidien sich gleichförmig vertheilen; öfters findet man noch Gruppen von Gonidien in dem etwas fleischigen Hypothecium der Frucht. Letzteres ist auch der Fall bei der in Europa wachsenden X. parallela, die einen spinnwebigen Thallus mit isolirten, von Mycelfäden umsponnenen Gonidienhaufen besitzt. X. opegraphella zeigt auf Schnitten durch das Apothecium (Fig. 78, *II*) eigenthümliche Bildungen eines Nebengehäuses, die den Eindruck von rudimentären Apothecien machen. Die Sporen liegen zu acht im Schlauch, sie sind einzellig und farblos.

Obwohl Xylographa immer einen gonidienführenden Thallus besitzt, wird sie doch von Rehm (l. c., S. 153) unter den Pilzen aufgeführt, weil er sie wegen der Entwickelung der Apothecien zu den Stictideen rechnen zu müssen glaubt. Damit würde eine dritte Ascomyceten-Familie zu den Ahnen der Graphidaceen gehören. Auch diese Verwandtschaft bedarf wohl noch einer weiteren Prüfung, doch mag hervorgehoben sein, dass mehrere Gattungen der Stictideen, z. B. Briardia, Propolidium, Xylogramma, längliche Apothecien haben. Ob aber diese Discomycetenfamilie nicht auch den Patellariaceen näher verwandt ist, als man bis jetzt annimmt, wird vielleicht durch künftige Untersuchungen klargestellt werden.



Fig. 78. *I* Xylographa *opegraphella $\left(\frac{6}{1}\right)$. *II* Durchschnitt $\left(\frac{100}{1}\right)$.

Nach der herrschenden Ansicht erhebt sich der Thallus der Graphidaceen nicht über die Krustenform. Auch ich bin der Meinung, dass blattartige Thalli in dieser Gruppe nicht bekannt sind, rechne dahin aber einige Strauchflechten des Binsentypus, die gegenwärtig — auch von Tuckerman — an ganz anderen Stellen des Flechtensystems untergebracht werden.

10. *Schizopelte.*

Diese in Fig. 79 abgebildete seltene Flechte Californiens wird von Tuckerman, wie ich glaube, mit Unrecht zu den

Parmeliaceen gestellt. Ich halte sie für eine Graphidacee und bin der Ansicht, dass sie mit Platygrapha etwa so nahe verwandt ist, wie Pilophoron mit Lecidea. Sie unterscheidet sich von den Graphideen hauptsächlich nur dadurch, dass ihr Thallus nicht horizontal und krustenförmig, sondern vertical und podetienförmig entwickelt ist. Die Rudimente solcher Thallusbildung sind aber bei den Graphideen nichts Unerhörtes, ich verweise nur auf die in den Fig. 74 und 75 abgebildeten Pachnolepia lobata und Graphis includens.

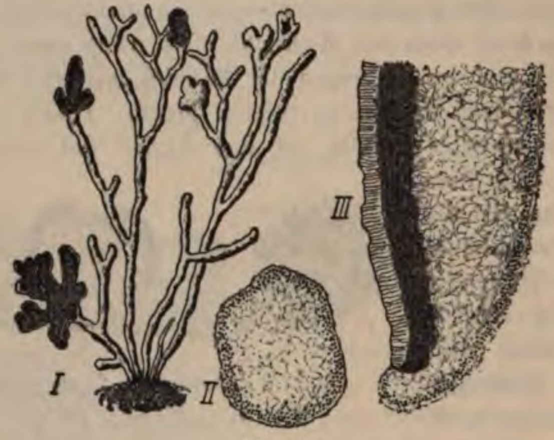


Fig. 79.

I *Schizopelte californica $\left(\frac{1}{1}\right)$. *II* Querschnitt des Thallus $\left(\frac{20}{1}\right)$. *III* Querschnitt des Apotheciums $\left(\frac{30}{1}\right)$.

Fig. 79, *I* stellt ein fertiles Exemplar von Sch. californica dar. Die Apothecien entwickeln sich als bilaterale Gebilde an der Spitze der Aeste des gabelig getheilten Thallus, wie bei Glossodium und Thysanothecium, und verzweigen sich dabei mehr oder weniger reichlich. Der anatomische Bau aber zeigt, dass Schizopelte nicht in die Verwandtschaft jener Lecideaceen gehört, und lässt meines Erachtens keinen Zweifel daran, dass wir es mit einer Graphidacee zu thun haben.

In Fig. 79, *II* ist der Querschnitt des Thallus gezeichnet. Derselbe besteht aus einem lockeren Flechtwerk von Hyphen, in dessen Peripherie die Chroolepus-Gonidien liegen, eine eigentliche Rinde ist nicht entwickelt. Der Durchschnitt des Apo-

theciums (Fig. 79, *III*) lässt grosse Uebereinstimmung mit Platygrapha erkennen, wie denn die verzweigte, flache Hymenialscheibe schon an die Graphideen, u. A. an Platygrapha dilatata (vergl. Fig. 72 auf S. 140) erinnert. Das Gehäuse, wenn man überhaupt von einem solchen sprechen will, ist ähnlich locker gewebt, wie bei Pl. periclea und bei Pilocarpon leucoblepharum, auch das dicke, kohlige Hypothecium stimmt zu diesen Flechten. Dass auf der Rückenseite des Apotheciums von Schizopelte sich ein gonidienführender Mantel befindet, ergiebt sich aus ihrer Entwickelung und wird schwerlich sich als Argument gegen die Zusammengehörigkeit mit den Graphideen verwerthen lassen. Schizopelte verhält sich morphologisch (meines Erachtens) zu Pachnolepia etwa wie Acroscyphus zu Tylophoron unter den Caliciaceen.



Fig. 80. *I* Dirina Ceratoniae $\left(\frac{4}{1}\right)$. *II* Durchschnitt durch ein jüngeres und ein älteres Apothecium $\left(\frac{20}{1}\right)$.

11. *Dirina.*

Dirina Ceratoniae ist eine Krustenflechte mit rundlich-scheibenförmigen Apothecien (Fig. 80), die von den meisten Autoren, z. B. von Nylander und Tuckerman, in die Nähe von Lecanora gestellt wird, die aber durch Müller Argov.[1]) den Graphideen zugetheilt wurde, wie ich nicht zweifle, mit vollem Recht. Denn das gonidienführende Thallusgehäuse kann nicht ausschlaggebend sein, die Gonidien werden, wie Bornet festgestellt hat, von einem Chroolepus gebildet, und der Bau der inneren Frucht zeigt mit Platygrapha, wie Müller hervorhebt, die weitgehendste Uebereinstimmung. Der krustenförmige Thallus ist von einer Rinde bedeckt, die aus pallisadenförmigen,

1) Vergl.: Müller Argov., Graphideae Feeanae, p. 13.

senkrecht zur Oberfläche verlaufenden Fasern besteht; das Mark ist lockerfilzig, seiner obersten Schicht sind die Gonidien eingebettet.

12. *Roccella.*

Als eine Ketzerei aber dürften es mir die meisten Lichenologen wohl auslegen, dass ich auch Roccella unter die Graphidaceen rechne. Dennoch ist in der ganzen lichenologischen Literatur von Acharius bis auf Nylander und Tuckerman immer wieder auf die Uebereinstimmung im Bau des Apotheciums von Roccella und von Dirina hingewiesen worden, Tuckerman spricht auch von Analogien zu Platygrapha und Chiodecton, obwohl er an eine wirkliche Verwandtschaft dieser Flechten nicht denkt. Da aber in allen bisherigen Flechtensystemen die Stellung von Roccella eine zweifelhafte war, da Roccella Chroolepus-Gonidien besitzt, und der anatomische Bau entschiedene Analogie zu demjenigen von Schizopelte zeigt, so bildet der aufrechte, strauchförmige Thallus für mich kein Hinderniss, diese Flechte auf Dirina und Platygrapha phylogenetisch zurückzuführen.

In Fig. 81, *I* ist Roccella fuciformis dargestellt. Aus einer kleinen, gemeinsamen Haftscheibe erheben sich einige bandförmig flache, meist gabelig getheilte Thallusäste vom Habitus einer Ramalina, einer derselben ist mit seitlich aufsitzenden Apothecien bedeckt. Wie Nylander und Schwendener gezeigt haben, besteht der Thallus inwendig aus lockerem Hyphengeflecht, dessen Peripherie die Gonidien eingebettet sind, und einer aus pallisadenförmigen Fasern gebildeten Rinde; Schwendener hat später auch nachgewiesen[1]), dass die Gonidien von Chroolepus gebildet werden. *II* ist ein quer zum Thallus geführter Durchschnitt eines Apotheciums, um das kohlige Hypothecium zu zeigen; *III* ein nach Tulasne copirter Durchschnitt eines alten Apotheciums von Roccella tinctoria.

Roccella fuciformis ist eine Flechte von sehr veränderlichem Habitus. Der Thallus kann die zehnfache Breite der abgebildeten Form erreichen; andere Formen sind fast stielrund und nähern sich damit der R. tinctoria, die im Allgemeinen auch

1) Algentypen, p. 36.

kleiner bleibt. Es ist zuzugeben, dass wir eine eigentliche Mittelform zwischen dem Thallus von Roccella und dem von Dirina nicht besitzen, allein R. sinensis, die ich leider nicht kenne, muss

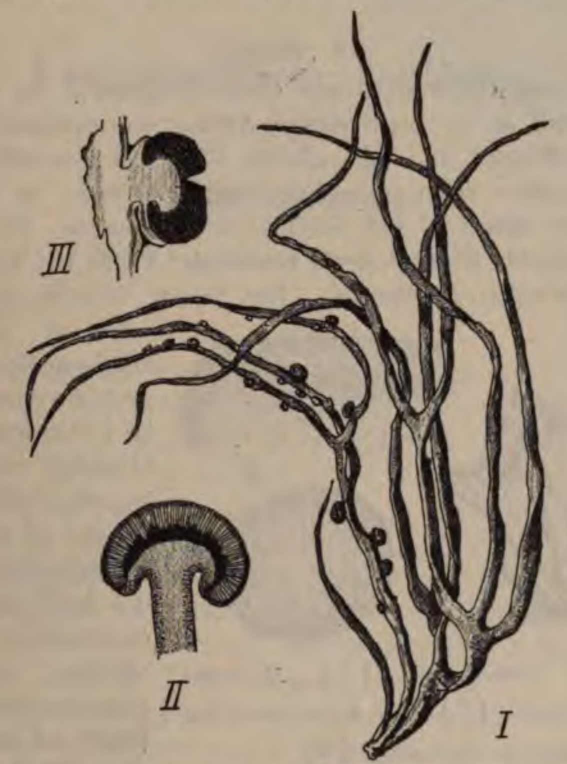


Fig. 81. *I* Roccella fuciformis $\left(\frac{1}{1}\right)$. *II* Querschnitt durch Thallus und Apothecium von R. fuciformis $\left(\frac{20}{1}\right)$. *III* Längsschnitt durch Apothecium und angrenzendes Thallusstück von Roccella tinctoria $\left(\frac{20}{1}\right)$. [*III* nach Tulasne copirt.]

nach Nylander's Beschreibung[1]) von allen Roccellen sich dem Genus Dirina am meisten nähern. Diese Art besitzt einen rundlichen, wenig verzweigten Thallus, und von den Früchten sagt Nylander wörtlich: „Apothecia omnino ut in Dirina, margine

1) Synopsis I, p. 261.

thallino distincta.“ — Immerhin erscheint mir der morphologische Abstand zwischen Dirina und Roccella nicht grösser, als der zwischen Tylophoron und Pleurocybe unter den Caliciaceen.

13. *Combea.*

Nur wegen der vielfachen Uebereinstimmung im Bau des Thallus wird die an der Südspitze Afrikas vorkommende Combea mollusca (Fig. 82, *I*) in die nächste Nähe von Roccella gestellt, von Nylander sogar generisch damit vereinigt; im Bau der Apothecien nähert sie sich vielmehr einer Ramalina. Die Flechte bildet aufrechte Büschel wenig verzweigter Thalli mit terminalen, scheibenförmigen Apothecien. Das Innere besteht aus einem überaus lockeren Hyphengeflecht (*II*), auch die dünne Rinde ist locker gewebt, die Gonidien sind chroolepisch. Die Hymenialscheibe ist den etwas aufgeschwollenen Enden der Thalluszweige eingesenkt, sie ist offenbar morphologisch gleichwerthig der Rinde, ist seitlich von einem Thallusgehäuse umgeben und ruht über einer Gonidien enthaltenden Gewebeschicht; das eigentliche Hypothecium ist farblos, nicht verkohlt, wie bei Roccella und Dirina (*III*). Schon dadurch scheint mir die Nothwendigkeit der generischen Trennung von Roccella erwiesen, und gehörten die Gonidien nicht zum Typus von Chroolepus, würde ich auch mehr geneigt sein, diese Flechte in die Nähe von Ramalina als in die von Roccella zu stellen. Allein, da bei den höheren Parmeliaceen Chroolepus-Gonidien durchaus nicht vorzukommen scheinen, so dürfte Combea doch wohl als extremer, durch analoge Merkmale den Parmeliaceen sich nähernder Typus der Graphidaceen anzusehen sein.



Fig. 82. *I* *Combea mollusca $\left(\frac{1}{1}\right)$. *II* Durchschnitt des Thallus $\left(\frac{20}{1}\right)$. *III* Schnitt durch den Rand des Apotheciums $\left(\frac{20}{1}\right)$.

Karyokinetische Probleme.

Von

Eduard Strasburger.

Mit Tafel II und III.

Vor 20 Jahren erschien die erste Auflage meines Zellenbuches[1]). Ich war seitdem bemüht der weiteren Entwickelung der Zellenlehre zu folgen und nach Kräften zu deren Förderung beizutragen. Das führte mich oft dahin, meine früheren Angaben zu erweitern oder auch richtig zu stellen. Neue Ergebnisse der Forschung, an neuen Objecten gewonnen, auch durch verbesserte Untersuchungsmittel und veränderte Fragestellung gefördert, regten mich stets zur Wiederaufnahme meiner Zellenstudien an. Und so sind es auch diesmal neu veröffentlichte Arbeiten, die den Anstoss zu dieser Untersuchungsreihe gaben.

Zunächst wollte ich prüfen, ob meiner bisherigen Vorstellung entgegen der von Zimmermann aufgestellte Satz: „omnis nucleolus e nucleolo"[2]) wirklich Geltung habe. Gegen diesen Satz sprachen sich inzwischen schon Humphrey[3]), im Wesentlichen auch Guignard[4]) und Belajeff[5]) aus, während eine entsprechende Bemerkung von Bretland Farmer[6]) vielleicht als

---

1) Ueber Zellbildung und Zelltheilung, Jena 1875.

2) Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle, Bd. II, Heft I, 1893, p. 31.

3) Nucleolen und Centrosomen. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1894, p. 108.

4) Sur l'origine des sphères directrices. Journ. de Bot. 1894, p. 241.

5) Zur Kenntniss der Karyokinese bei den Pflanzen. Flora, Ergänzungsband zum Jahrgang 1894, p. 436, Anm.

6) Ueber Kerntheilung in Lilium-Antheren, besonders in Bezug auf die Centrosomenfrage. Flora, Jahrgang 1895, p. 56.

Zustimmung aufgefasst werden könnte. Humphrey weist entschieden den Zimmermann'schen Satz zurück. Guignard bemerkt zu demselben: Du moment en effet, que dans nombre de cas dûment constatés, les nucléoles disparaissent par résorption totale au cours de la Karyokinèse, cette formule ne saurait être mise en parallèle avec l'adage: „Omnis nucleus e nucleo". Auch Belajeff lässt die Nucleolen sich lösen und dann neu sich bilden, während Bretland Farmer vor Zimmermann eine Fragmentation des Nucleolus im Zellkern der Pollenmutterzellen von Lilium bereits beschrieben hatte[1]), und auch neuerdings an demselben Object für die Fragmentation des Nucleolus und seine darauf folgende Vertheilung im Zellprotoplasma während der Karyokinese wieder eintritt.

Auf seine Beobachtungen an generativen und vegetativen Zellen gestützt, glaubt Zimmermann zu dem Schluss berechtigt zu sein, dass während der Kerntheilung die Nucleolen aus dem Mutterkern in das Cytoplasma auswandern und dann in die Tochterkerne wieder zurückkehren. Es scheint ihm unzweifelhaft, dass die während der Karyokinese im Cytoplasma beobachteten, wie Nucleolen sich tingirenden Körper, wirklich als die ausgewanderten Nucleolen oder deren Zerfallsproducte aufzufassen seien[2]), dass man sie daher auch kurzweg „extranucleare Nucleolen" nennen dürfe. Ebenso scheint ihm „sehr wahrscheinlich, dass die während der Karyokinese im Cytoplasma beobachteten zahlreichen Nucleolen später wieder in die Tochterkerne hereinwandern und dort zu den grossen Nucleolen derselben verschmelzen"[3]). Zimmermann beobachtete in bestimmten Fällen „im Beginn des Knäuelstadiums", „dass der zuvor ziemlich regelmässig kugelförmige oder elliptische Umriss der Nucleolen in eine mehr gelappte Form überging"[4]), in anderen Fällen sah er die Nucleolen Gestalten annehmen, die an „hefeartige Sprossung"[5])

---

1) On nuclear division in the Pollen-Mothercells of Lilium Martagon. Not. Ann. of Bot. Vol. VII, 1893, p. 396.

2) l. c., p. 29.

3) l. c., p. 31.

4) l. c., p. 22.

5) l. c., p. 12.

erinnerten. Das bestärkt ihn in der Annahme, dass die Nucleolen während der Karyokinese in kleine Nucleolen zerfallen und den extranuclearen Nucleolen direct den Ursprung geben. Andererseits macht Zimmermann gegen die Vorstellung, dass die extranuclearen Nucleolen ihrerseits im Cytoplasma aufgelöst werden und nicht direct in die Tochterkerne zurückwandern, geltend, dass während der Anaphase eine Grössenzunahme der extranuclearen Nucleolen zu beobachten sei, was für eine Verschmelzung derselben schon innerhalb des Cytoplasma spreche, und dass es ja auch bekannt sei, dass die grossen Nucleolen der vorhandenen Kerne durch Verschmelzung zahlreicher kleiner entstehen.

Zimmermann hat bei Anwendung verbesserter Fixirungs- und Tinctionsmittel, sowie auch der Zuhilfenahme von Mikrotomschnitten an verschiedenen Objecten feststellen können, dass während der Kerntheilung im Cytoplasma Körper auftreten, die in tinctioneller Beziehung Nucleolen gleichen. Diese Erscheinung war früher nur in vereinzelten Fällen beobachtet worden; in dem Nachweis ihrer Verbreitung liegt die positive Leistung in Zimmermann's Arbeit. Was die Behauptung anbetrifft, dass die Nucleolen nicht gelöst werden, sondern durch „Zerfall“ und dann wieder durch „Verschmelzung“ auseinander hervorgehen, so wird dieselbe aus den Befunden erschlossen. Es ist klar, dass der Satz: Omnis nucleolus e nucleolo, nur dann neben dem Satz: omnis nucleus e nucleo, zu Recht bestehen kann, wenn nachgewiesen ist, dass die Nucleolen direct, so wie die Nucleï, auseinander hervorgehen. So weit man früher bei der Kernvermehrung eine Auflösung der Mutterkerne und eine Neubildung der Tochterkerne annahm, sprach man auch nur von freier Kernbildung, und erst mit dem Nachweis der directen Kerntheilung kam der Satz auf, dass jeder Kern aus einem andern hervorgehe. Ein einziger Fall, der die Auflösung und Neubildung von Nucleolen erweist, reicht hin, um den Zimmermann'schen Nucleolarsatz, in dem Sinne wie er neben dem Nuclearsatz aufgestellt wurde, umzustossen. Humphrey hat nun bereits hervorgehoben, dass es ihm nicht in allen Fällen möglich war, trotz Anwendung der nämlichen Untersuchungsmethoden, wie Zimmermann Nucleolarsubstanz im Cytoplasma während der Karyokinese nach-

zuweisen[1]). In solchen Fällen blieb nur die Annahme möglich, dass der Nucleolus, beziehungsweise die Nucleolen des in der Metaphase befindlichen, nucleolenfreien Kernes aufgelöst worden seien. Demgemäss musste da auch eine Neubildung der in den Tochterkernen auftretenden Nucleoli angenommen werden. — In den mit besonderer Berücksichtigung der Nucleolen studirten Sporangien von Psilotum, auf die auch Zimmermann seine Schlüsse baut, fand Guignard[2]) ein je nach dem Entwickelungszustand verschiedenes Verhalten. Die Nucleolen der sich theilenden Kerne des Archespors erfahren zur Zeit der Kernplattenbildung eine Grössenabnahme und werden in das angrenzende Cytoplasma ausgestossen[3]). In den Kernen der Sporenmutterzellen schwindet der Nucleolus während der Ausbildung der Kernspindel entweder vollständig, oder er geht mehr oder weniger reducirt in das umgebende Cytoplasma über[4]). Hin und wieder findet man ausserhalb der Kernspindel zwei oder drei ziemlich grosse Körnchen, die sich wie Nucleolen tingiren. Der letzte Fall ist aber fast als eine Ausnahme zu bezeichnen. Aus dieser Angabe von Guignard folgt somit, dass in den Sporenmutterzellen von Psilotum eine vollständige Auflösung der Nucleolen während der Karyokinese möglich ist, der Zimmermann'sche Satz sich somit nicht aufrecht halten lasse. Guignard fragt sich, ob ein Einwandern von Nucleolen aus dem Cytoplasma in die neu sich bildenden Kerne überhaupt vorkomme. Jedenfalls hält er es für das weit häufigere Verhalten, dass die mehr oder weniger aufgelöste oder in Gestalt kleiner Körnchen im Cytoplasma zerstreute Nucleolarsubstanz sich in der Höhlung der werdenden Kerne verdichte, um neue Nucleolen zu erzeugen. — In der kürzlich in der Flora veröffentlichten Arbeit über Karyokinese[5]) giebt auch Belajeff des Näheren an, dass in den Pollenmutterzellen von Larix der Nucleolus nach der Auflösung der Kernwandung immer kleiner wird und schliesslich ganz ver-

1) l. c., p. 111.
2) l. c., p. 241 ff.
3) l. c., p. 247.
4) l. c., p. 258.
5) Zur Kenntniss der Karyokinese bei den Pflanzen. Flora, Ergänzungsband zum Jahrgang 1894, p. 430.

schwindet[1]). Zugleich tritt eine Anzahl grober Körnchen im Cytoplasma auf, die sich wie die Nucleolen tingiren und wieder verschwinden, wenn die Nucleolenbildung in den Tochterkernen beginnt. Auch in den Pollenmutterzellen von Lilium verschwindet nach Belajeff das Kernkörperchen unmittelbar nach Auflösung der Kernwandung[2]).

Ich habe neuerdings die Pollenmutterzellen von Larix europaea, die mit heissem oder kaltem Alkohol einerseits, mit Chromosmiumessigsäure[3]) oder mit Platinchloridosmiumessigsäure[4]) andererseits, fixirt, nach dem von Zimmermann modificirten Fuchsin-Jodgrünverfahren, beziehungsweise nach dem Flemming'schen Safranin-Gentianaviolett-Orangeverfahren tingirt, an Mikrotomschnitten untersucht und kann die Angabe von Belajeff nur bestätigen. Der grosse Nucleolus, beziehungsweise die Nucleolen der primären Kerne der Pollenmutterzellen lösen sich an Ort und Stelle zur Zeit der Spindelbildung auf, während kugelige Körnchen im Cytoplasma auftreten, die sich wie Nucleolen tingiren. Diese Körnchen schwinden wieder, wenn auch oft unvollständig, zur Zeit der Bildung der Nucleolen in den Tochterkernen. Da diese Bildung erst erfolgt, wenn die Kerne eine Wandung erhalten haben, so würde die Vorstellung, dass die im Cytoplasma vertheilten Nucleolen ungestört in die Kerne gelangen, auch die weitere Annahme verlangen, dass sie in jener Form befähigt seien, die Kernwandung zu durchdringen.

In Alkohol, sowie in Chromosmiumessigsäure fixirtes Material der Pollenmutterzellen von Lilium bulbiferum und von Fritillaria persica, das mit Safranin einerseits, mit Fuchsin-Jodgrün andererseits tingirt wurde, zeigt mir ebenfalls unzweideutig, dass zur Zeit der Spindelbildung in der Pollenmutterzelle der Nucleolus gelöst wird. Dieser Nucleolus, meist in Einzahl vorhanden, hält sich im Wesentlichen unverändert, bis zu dem Augenblick, wo die Kernmembran schwinden soll. Gleichzeitig mit diesem Vorgang nimmt er an Grösse und an Intensität der Färbung ab, um entweder vollständig sich zu lösen oder in reducirter

1) l. c., p. 433.
2) l. c., p. 438.
3) Nach Flemming.
4) Nach F. Hermann.

Grösse aus der sich bildenden Spindel in das angrenzende Cytoplasma auszutreten. Bis zum Augenblick der Auflösung behält der Nucleolus entweder seine runde Gestalt, oder er zeigt auch die von Farmer erwähnten[1]) unregelmässigen Formen. Er kann auch in mehrere Nucleolen zerfallen und diese aus der sich bildenden Kernspindel ausgestossen werden. In allen Fällen steht die Gesammtmenge der so ausgestossenen Substanz weit zurück gegen die zuvor in dem Nucleolus vertretene. Die ausgestossenen Nucleolen schwinden ihrerseits, ohne irgend welche Anzeichen eines Theilungsvorganges zu verrathen. Die wie Nucleolarsubstanz sich färbenden Körnchen, welche nach Auflösung der Nucleolen in den Kernen oder deren Nähe im ganzen Cytoplasma zerstreut auftreten, müssen sich dort somit aus gelöster Nucleolarsubstanz verdichten. Nicht in allen Präparaten der genannten Pollenmutterzellen gelang es mir ausserdem, selbst bei scheinbar gelungenster Färbung, extranucleare Nucleolen zu unterscheiden. Namentlich war das nicht immer an Alkoholmaterial der Fall. Da ich vornehmlich Längsschnitte von Antheren untersuchte, die alle aufeinander folgenden Zustände der Prophasen in langsamer Abstufung zeigten, so war das Fehlen bestimmter Entwickelungszustände ausgeschlossen.

Nicht anders als bei den Pollenmutterzellen war das Ergebniss der Untersuchung von Wandbelegen der Embryosäcke, von jungem, noch in Theilung begriffenem Endosperm und dem embryonalen Gewebe der Vegetationspunkte. Im Wandbelege des Embryosackes und dem Endosperm von Fritillaria imperialis werden die in Mehrzahl vorhandenen Nucleolen der grossen Kerne gelöst, in dem Augenblick, wo die Kernwandung schwindet. Extranucleare Nucleolen konnte ich in meinen mit Safranin tingirten Präparaten nicht unterscheiden. In dem Wandbeleg der Embryosäcke von Galanthus nivalis und von Leucojum aestivum sind die Nucleolen der Kerne ganz enorm gross. Der meist in Einzahl vertretene Nucleolus pflegt zunächst in mehrere zu zerfallen, und man fixirt ihn in unregelmässig gelappten Gestalten, die zum grossen Theil durch diesen Theilungsvorgang bedingt sind. Im Augenblick, wo die Kernwandung schwindet, sind für gewöhnlich Kern-

1) Flora 1895, p. 58.

körperchen, wenn auch bereits verkleinert, noch vorhanden. Sie liegen den Chromosomen an, und indem sie deren Längsverlauf folgen, nehmen sie unregelmässig gestreckte Formen an. Nach Fertigstellung der Kernspindel werden die noch vorhandenen Nucleolen in das angrenzende Cytoplasma ausgestossen, wo sie nunmehr runde, ungelappte Gestalt zeigen. Sie schwinden meist bald, während für gewöhnlich, wenn auch nicht immer, kleine Nucleolen von nicht übereinstimmendem, doch stets geringem Durchmesser im ganzen Cytoplasma auftreten. Dort wo die neu angelegten Kerne einen grossen Nucleolus wieder führen, sind die extranuclearen Nucleolen geschwunden. Wie der Wandbeleg mit aufeinander folgenden Stadien der Kerntheilung zeigt, wechseln somit Partien, die extranucleare Nucleolen aufweisen, mit solchen, welchen diese fehlen. Im Wandbeleg des Embryosackes von Leucojum aestivum habe ich das Ausstossen von Nucleolen aus der Kernfigur bereits vor elf Jahren beschrieben[1]).

Zimmermann hat besondere Beachtung jenen kugelschaligen Substanzansammlungen geschenkt[2]), die mir in Pollen- und Sporenmutterzellen vor Zeiten aufgefallen waren[3]). Da Zimmermann entsprechende Bilder auch in den Kernen von Embryosackmutterzellen fand, so erweckte das in ihm die Vorstellung, es müsse eine tiefere Bedeutung dieser Erscheinung zukommen. Er weist darauf hin, dass dieses Verhalten der weiblichen Kerne bisher allen Beobachtern entgangen sei, wohl weil sie zu dicke Schnitte untersucht, dieselben auch weniger vollkommen fixirt und tingirt hätten[4]). Es liegt, seiner Ansicht nach, in der von ihm beobachteten Substanzansammlung eine Ausbreitung von Nucleolarsubstanz an der Peripherie des Kernes vor. Das gleichartige Verhalten zahlreicher Präparate bürgt ihm dafür, dass es sich nicht um ein Kunstproduct handelt, und er ist um so mehr geneigt diese Erscheinung hervorzuheben, als gerade auf den Stadien, in welchen sie sich einstellt, in den

1) Controversen der indirecten Kerntheilung. Archiv für mikrosk. Anat., Bd. XXIII, p. 268.

2) l. c., p. 8.

3) Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne etc. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. XXI, 1882, p. 481.

4) l. c., p. 15.

männlichen wie in den weiblichen Kernen die Reduction der Chromosomenzahl auf die Hälfte erfolgt[1]).

Humphrey hingegen ist der Ansicht, dass in den sichelartigen Substanzansammlungen in den Kernen ein Kunstproduct vorliege[2]). In jungen Antheren von Ceratozamia longifolia, die er mit Alkohol fixirt hatte, zeigten alle Kerne diese Ansammlung, sowohl die Kerne der Antherenwandung wie des sporogenen Gewebes, und zwar an ihrer von der Oberfläche des Pollenfaches abgewandten Seite, der Richtung entsprechend, in welcher die fixirende Flüssigkeit im Gewebe vordrang. Humphrey fand, dass sich diese an der Kernwandung angesammelte Substanz etwas anders als Nucleolarsubstanz verhielt; sie nahm in Fuchsin-Jodgrün eine Färbung an, welche mehr derjenigen des Chromatins als der Nucleolarsubstanz ähnelte. Daher schliesst Humphrey, dass diese Substanzansammlungen nicht ganz aus Nucleolarsubstanz bestehen, vielleicht solche überhaupt nicht enthalten, vielmehr dem Chromatin verwandt seien. Die Kerne von Ceratozamia, welche diese Ansammlung zeigten[3]), befanden sich im Ruhezustand und führten Nucleolen.

Das übereinstimmende Verhalten der männlichen und der weiblichen Kerne bei jener Substanzansammlung, die mit der Reduction der Chromosomenzahl zusammenfallen soll und Zimmermann demgemäss bedeutungsvoll schien, veranlasste mich zu entsprechenden Untersuchungen. Es stellte sich heraus, dass verschiedene Erscheinungen bisher nicht hinlänglich auf diesem Gebiete auseinander gehalten wurden und dass sich aus diesem Umstande der Widerspruch in den Angaben zum Theil erklärt. Vor Allem kehrt in allen Sporen- und Pollenmutterzellen die Erscheinung wieder, dass der Nucleolus des primären Kerns zur Zeit, als dessen Gerüst noch sehr dünnfadig ist, aber chromatinreicher zu werden beginnt, an die Kernwandung rückt. Diese Stadien der Prophase sind dem Eingreifen von Reagentien gegenüber besonders empfindlich. Im Allgemeinen zeigt sich da in den fixirten Präparaten der Fadenknäuel des Kerns ein-

---

1) l. c., p. 16.
2) l. c., p. 113.
3) l. c., Tafel VI, Fig. 3.

seitig contrahirt und nach derjenigen Seite der Kernwandung gedrängt, an der auch das Kernkörperchen liegt. Während der Kernfaden hierauf dicker und chromatinreicher wird, gelingt es immer leichter, die Kernfigur unverändert zu fixiren. Es zeigen die Präparate alsdann den Kernfaden regelmässig in der Kernhöhle vertheilt, das Kernkörperchen zunächst noch an der Kernwandung, dann häufig auch zwischen den Chromosomen. Zur Zeit der Prophasen kommt es in den Sporen- und Pollenmutterzellen auch nicht eben selten vor, dass unter dem Einfluss des Fixirungsmittels der Nucleolus gegen die Wandung getrieben wird, sich an derselben abflacht und dann mehr oder weniger sichelförmig erscheint. Dasselbe geschah auch in den von Zimmermann beobachteten Embryosackmutterzellen. Der Druck kann so stark werden, dass ein Theil oder auch die gesammte Substanz des Nucleolus durch die Kernwandung nach aussen gepresst wird. Daher der Nucleolus in solchen Präparaten als ganz schmale Sichel sich zeigen, in manchen Kernen auch ganz fehlen kann. Andererseits zeigt sowohl das mit Alkohol, als auch das mit Säuregemischen fixirte Material unter Umständen noch eine andere Erscheinung. Es weist an den Kernwandungen die einseitige Ansammlung einer Substanz auf, die sich abweichend von der Nucleolarsubstanz färbt. Der Nucleolus solcher Kerne kann zwischen den Windungen des Fadenknäuels liegen oder der angesammelten Substanz angeschmiegt sein oder in dieselbe tauchen, innerhalb derselben auch wohl abgeflacht erscheinen (Taf. II, Fig. 1). Solche Kerne sind nicht selten an der Stelle der Substanzansammlung auch vorgewölbt (Fig. 2), und es kommt an jener Stelle auch zu Ausstossungen von Substanz, welche der Kernwandung von aussen in dem fixirten Zustande entweder noch ansitzt oder von ihr getrennt und in der Umgebung zerstreut sich zeigt. Während in solchen Kernen, welche den Nucleolus und das geschrumpfte Kerngerüst in peripherischer Lage zeigen, die Richtung der Contraction von Zelle zu Zelle wechselt, ist die einseitige Substanzansammlung, die zuletzt geschildert wurde, in allen Kernen gleichartig orientirt. Sie folgt, wie in dem Humphrey'schen Präparat[1]), der Richtung, in

[1]) l. c., Taf. VI, Fig. 3.

welcher die fixirende Flüssigkeit vordrang. Auch braucht diese Erscheinung nicht auf das sporogene Gewebe beschränkt zu sein, sie kann in den Kernen aller jugendlichen Gewebe sich einstellen. Man beobachtet sie auch nicht allein in den Prophasen, sondern auch im Ruhestadium theilungsfähiger Kerne. Sie tritt demgemäss beispielsweise nicht allein in den jungen Pollenmutterzellen, sondern auch in den jugendlichen Geweben der Antherenwandung auf, ja ich beobachtete sie auch in nicht minder auffälliger Weise in den jugendlichen Geweben der Knospen von Hyacinthus orientalis. Sobald aber in den Kernen solcher Gewebe der Faden kürzer, dicker und chromatinreicher wurde, das Stadium des lockeren Knäuels erreicht ist, widersteht das Bild den Reagentien. Daher die auffällige Erscheinung, dass man zwischen ruhenden und in den ersten Stadien der Prophase befindlichen Kernen, die ausnahmslos stark verändert sind, die Theilungsfiguren ganz unverändert fixirt findet. Die Substanz, die in solchen Präparaten an die Kernwandung gedrängt wird, reagirt Farbstoffen gegenüber wie Chromatin. Da die Verdrängung dieser Substanz in dem Maasse abnimmt, als der Chromatingehalt der Chromosomen wächst, so liegt es nahe anzunehmen, dass das Chromatin im Kernsaft gelöst oder sonst wie vertheilt ist und demselben durch die Chromosomen entzogen wird. Im Allgemeinen ist das Chromatin im Kernsaft durch Färbungsmittel nicht oder kaum nachweisbar. Die einseitige Verdrängung desselben durch das fixirende Mittel giebt ihm aber die Dichte, die es färbbar macht, das freilich nur in Kernen, die besonders chromatinreich sind. In diesem Zustand befinden sich nun, allem Anschein nach, jene Kerne, in welchen der Reductionsvorgang der Chromosomen sich vollzieht. Dass dieser Zustand aber nicht eine specifische Eigenthümlichkeit solcher Kerne bildet, das lehrt der Umstand, dass entsprechende Substanzverdrängungen auch in anderen, in regerer Theilung begriffenen Kernen sich einstellen können. Die grosse Empfindlichkeit solcher Kerne gegen Reagentien muss wohl durch den Chromatinreichthum ihres Kernsaftes bedingt sein, da sie aufhört, sobald das Chromatin dem Kernsaft entzogen ist.

So weit die Untersuchungen reichen, führt der primäre Kern der Mutterzellen von Sporen, Pollenkörnern und Embryosäcken zunächst eine Mehrzahl von Nucleolen, die später zu einem

einzigen grossen Nucleolus verschmelzen. Dieser Nucleolus rückt an die Kernwandung und pflegt vacuolig zu werden. Tangl glaubte vor Jahren angeben zu können[1]), dass in den Pollenmutterzellen von Hemerocallis fulva die Nucleolen sich mit Methylgrün-Essigsäure grün färben und zwar intensiver als das Kerngerüst und die „Kernmembran". Weiterhin soll ihre Färbbarkeit abnehmen, und zwar in dem Maasse, als diejenige des Kerngerüstes wächst. Da diese Angabe im Widerspruch mit meinen sonstigen Erfahrungen stand, so prüfte ich sie nach. Es zeigte sich, dass die kleinen, in Mehrzahl vorhandenen Nucleolen thatsächlich auch in diesem Falle nicht merklich durch Methylgrün gefärbt wurden. Was sie in so jungen Kernen bei Hemerocallis grün erscheinen lässt, ist ihr Einschluss in das Kerngerüst, welches in Methylgrün eine zwar nur schwache, doch immerhin merklich grüne Färbung annimmt. Ihrer stärkeren Lichtbrechung wegen rufen sie den Eindruck einer intensiveren Färbung hervor. Auch die Kernwandung soll ja nach Tangl auf diesem Entwickelungszustand grün gefärbt sein; thatsächlich ist sie es nicht und erscheint nur so in dem grünen Lichte. Sobald die Kerne grösser wurden und die Nucleolen, zu einem Nucleolus vereint, in peripherische Lage rückten, ist sicher festzustellen, dass ihre Substanz durch Methylgrün nicht merklich gefärbt wird. Das hier gewonnene Ergebniss stimmt zu den Befunden von Zimmermann bei Lilium und anderen entsprechenden Objecten[2]). Er findet, dass in jungen primären Kernen der Pollenmutterzellen von Lilium Martagon, deren Gerüst nach Behandlung mit Fuchsin-Jodgrün noch relativ arm an cyanophiler Substanz sich zeigt, die in Mehrzahl vorhandenen, verschieden grossen Nucleolen sich ebenso wie später roth färben. Bei entsprechender Behandlung ergeben sich somit aus den Färbungen keine Anknüpfungspunkte für die etwaige Annahme, dass das Kerngerüst sein Chromatin aus den Nucleolen schöpfen sollte. Dagegen spricht ja auch der Umstand, dass in den hier in Betracht kommenden Mutterzellen, wie in allen anderen Fällen, der Nucleolus, beziehungsweise die

1) Die Kern- und Zelltheilung bei der Bildung des Pollens von Hemerocallis fulva. Denkschr. d. math.-nat. Kl. d. Akad. d. Wiss. zu Wien, 1882, Bd. XLV, Abth. II, p. 66.

2) l. c., p. 8.

Nucleolen erst schwinden, wenn die Chromosomen fertig gestellt sind und über ihren vollen Chromatingehalt verfügen. Anders müsste es sich, den Angaben von Moll nach, bei Spirogyra verhalten. Dort soll den Chromosomen ihr chromatischer Antheil von dem grossen Nucleolus geliefert werden[1]). Moll ist freilich, im Anschluss an einige andere Beobachter[2]), auch der Ansicht, dass diesem Nucleolus von Spirogyra Knäuelstructur zukomme[3]). Ich kann diese Ansicht nicht theilen und führe die Bilder auf Dichtigkeitsdifferenzen und Vacuolen in der Substanz des Nucleolus zurück. Ebenso sind für mich die Angaben über den Ursprung der chromatischen Substanz der Chromosomen aus diesem Nucleolus nicht massgebend. Denn es steht für überaus zahlreiche Fälle fest, dass die Chromosomen ihren vollen Chromatingehalt aufweisen können, während der Nucleolus noch völlig unverändert ist. Bei manchen Objecten schien es freilich, als wenn der Nucleolus sich nachträglich auf die bereits gesonderten, zur Kernplatte angeordneten Chromosomen noch vertheilen könne[4]). So sah es in den Wandbelegen der Embryosäcke mancher Amaryllideen aus. Der sehr grosse Nucleolus fragmentirt sich dort und seine unverbrauchten Theile schmiegen sich oft den Chromosomen an. Eine merkliche Abnahme der Tinctionsfähigkeit ist gleichzeitig bei der Nucleolarsubstanz zu constatiren, so dass in manchen diesbezüglichen Präparaten von Galanthus nivalis, sich die Stelle, an der die Nucleolen zerfallen, schon bei Lupenbetrachtung als deutliche Grenze markirt. Thatsächlich wird aber auch in diesen Fällen die Nucleolarsubstanz nicht in die Chromosomen aufgenommen, sie fährt vielmehr fort sich zu lösen und so weit dies nicht vollständig erfolgt, werden ihre restirenden Theile in Gestalt von Nucleolen aus der Kernfigur in die Umgebung ausgestossen. Aehnliche Erscheinungen, wie die für Amaryllideen eben geschilderten, könnten die Angabe von O. Hertwig veranlasst haben, dass die Nucleolen thierischer

1) Observations du Karyokinesis in Spirogyra. Verhand. d. Kon. Akad. d. Wet. te Amsterdam, zweede Sectie, Deel I, No. 9, 1893, p. 27.

2) Vergl. bei Moll.

3) l. c., p. 27, vergl. dort auch die Literatur.

4) Vergl.: Went, Beobachtungen über Kern- und Zelltheilung. Ber. d. deutsch. bot. Gesell., 1887, p. 247.

Zellen in der Vorbereitung zur Theilung, in kleine Substanztheilchen zerfallend, auf die Kernsegmente vertheilt werden[1]). Diese Angabe wird neuerdings auch von Friedrich Reinke aufgenommen und als zutreffend bezeichnet[2]).

Zacharias kam auf Grund seiner mikrochemischen Untersuchungen zu dem Ergebniss, dass die Nucleolen der Hauptmasse nach aus Eiweissstoffen bestehen, ausserdem jenen schweren löslichen Bestandtheil des Zellkörpers, den er Plastin nennt, enthalten, nicht aber Nucleïn. Das Chromatin der Chromosomen könnte somit zum Mindesten nicht direct aus den Nucleolen geschöpft werden. Auch der Nucleolus von Spirogyra enthält nach Zacharias[3]) Eiweiss und Plastin, aber kein Nucleïn. Dementsprechend fand, wie Zacharias angiebt, Dudley bei der Färbung der Spirogyra-Kerne mit Jodgrün und Diamantfuchsin, dass ihr Nucleolus roth wird, während in seiner Umgebung ein blaues bis blaugrünes Netzwerk hervortritt.

Nach dem Vorausgehenden möchte ich annehmen, dass die Chromosomen bei zunehmendem Chromatingehalt ihr Chromatin aus dem Kernsaft schöpfen, und dass die Nucleolen nicht die Quelle für das im Kernsaft gelöste Chromatin abgeben. Es ist viel wahrscheinlicher, dass das Material zu dieser Chromatinbildung durch das umgebende Cytoplasma geliefert wird. Für letztere Annahme bietet die ältere Literatur bereits einige Anknüpfungspunkte. So giebt Rabl[4]) für die sich zur Theilung anschickenden Kerne der Epithelzellen von Salamandra-Larven an, dass sie grösser und chromatinreicher werden und dass ihre Chromatinzunahme zunächst deutlich die Oberfläche trifft. Noch bestimmter ist eine Angabe von Schewiakoff[5]). Er stellt bei Euglypha alveolata eine Vergrösserung des Kerns zu Beginn der Prophase fest, constatirt zugleich die Zunahme der Tingirbarkeit seines Saftes, während der den Kern umgebende helle Hof aus Cytoplasma blasser gefärbt wird wie zuvor. Er spricht dann

---

1) Die Zelle und die Gewebe, 1893, p. 165.

2) Zellstudien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 43, 1894, p. 411.

3) Erwiderung. Bot. Zeit. 1888, Sp. 90.

4) Ueber Zelltheilung. Morph. Jahrb., Bd. X, 1884, p. 224—225.

5) Ueber die karyokinetische Kerntheilung bei Euglypha alveolata. Morphol. Jahrb., Bd. XIII, p. 204, 206.

direct die Vermuthung aus, „dass Chromatin im gelösten Zustande aus dem Cytoplasma in den Kern eintritt und dementsprechend sein Volumen vergrössert“. Vorsichtiger äusserte sich Flemming, der Stoffe in die Kerne aus der Zellsubstanz eintreten lässt, die dort eine Umarbeitung in Chromatin erfahren[1]). Das dürfte auch der richtige Standpunkt sein, so lange nicht etwa Chromatin in den Maschenräumen des Cytoplasma nachgewiesen wird.

Die Untersuchung neuer Objecte und die Anwendung neuer Hilfsmittel hat in mir die Vorstellung erweckt, dass in ähnlicher Weise wie das im Kernsaft gelöste Chromatin zur Ernährung der Chromosomen, die Nucleolarsubstanz zur Bildung der Spindelfasern verwandt wird. Ist diese meine Annahme richtig, dann würde sich manch' vorhandener Widerspruch in der Literatur lösen und vor Allem der Gegensatz zwischen intranuclearer und extranuclearer Spindelbildung aufhören. Vor Allem steht es ja für pflanzliche Objecte fest, dass die völlige Auflösung oder doch merkliche Grössenabnahme der Nucleolen der Spindelbildung unmittelbar vorausgeht. Auf diese Thatsache gestützt, darf man vielleicht annehmen, dass auch in solchen Fällen, wo diese Beziehungen weniger in die Augen fallen, die Spindel das Material zu ihrer Bildung aus einem der Nucleolarsubstanz entsprechenden Stoffe schöpft. Mir drängte sich die Vorstellung dieses Zusammenhanges bei Untersuchung der Pollenmutterzellen von Larix auf. Belajeff[2]), dessen von grosser Beobachtungsgabe zeugende Arbeit mich zu der Untersuchung von Larix anregte, giebt an, dass die erste Veränderung, welche in den zur Theilung sich anschickenden Zellen zu beobachten sei, in der Bildung „einer den Kern umhüllenden, dichten, filzartigen Schicht“ bestehe[3]). Sie wird nach Belajeff von langgezogenen Schlingen (Maschen) gebildet, welche der Kernwandung folgen. „Die im Kerne enthaltenen Chromatinkörnchen verschmelzen unterdessen zu homogenen, unregelmässig geformten Chromatinkörpern. Meistens sind

---

1) Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung, 1882, p. 241.

2) Zur Kenntniss der Karyokinese bei den Pflanzen. Flora, Ergänzungsband zum Jahrgang 1894, p. 430.

3) l. c., p. 432.

es ringartige Gebilde mit Vorsprüngen, zuweilen auch X-förmige Figuren. Zugleich nimmt die Zahl der die Kernhöhle durchziehenden und einzelne Gruppen mit dem Nucleolus verbindenden Fäden bedeutend zu, bis dass sie nach und nach ein dichtes Maschenwerk bilden. Die Fäden enthalten noch viele Körnchen, verlieren aber ihr gefranstes und geschlängeltes Aussehen. Schliesslich schwindet die Kernwandung, so dass die Grenze zwischen der äusseren, den Kern umhüllenden Filzschicht und dem inneren Fadengerüste sich gänzlich verliert." Sie bilden zusammen einen „Centralkörper", der von dem weniger dicht verschlungenen Fadennetz der Umgebung absticht. „Der Nucleolus wird nach der Auflösung der Kernmembran immer kleiner, bis er zuletzt ganz schwindet." Gespannte Cytoplasmafäden, welche an dem Centralkörper und der Zellmembran haften und sich später in Gruppen vereinigen, veranlassen es, dass dieser Centralkörper zunächst polyedrisch, dann drei- oder viereckig wird. Indem die Fäden jeder Gruppe allmählich näher zusammenrücken, bilden sie in einiger Entfernung von der Zellmembran eine Art Knoten. Die im Centralkörper veranlassten Spannungen sollen die Chromatinsegmente gegen dessen Mittelpunkt drängen. „Um sie herum erhält sich noch kurze Zeit ein unregelmässiges Fadennetz, dessen Fasern mit den Chromatinsegmenten verbunden sind." Endlich werden auch diese Fasern so wie die äusseren, in Richtung der Knotenpunkte gespannt, „deren Zahl sich nachher auf zwei beschränkt". So entsteht die zweipolige Spindel. — Mein Untersuchungsmaterial bestand in männlichen Blüthen von Larix europaea, die dem von Belajeff ertheilten Rathe gemäss[1]) im verflossenen Winter künstlich zur Weiterentwickelung angeregt worden waren. Die relativ besten Ergebnisse wurden erzielt, wenn die abgeschnittenen Zweige nicht in trockener Zimmerluft, sondern in dem feuchten Raume eines mässig warmen Gewächshauses aufgestellt wurden. Da entwickelten sich annähernd in in allen Pollenfächern die Mutterzellen weiter, während das im Zimmer meist nur in einzelnen Fächern geschah. Die Blüthen wurden aller ihrer Hüllblätter befreit und dann in der schon früher erwähnten Weise fixirt. Das Alkoholmaterial zeigte im

1) l. c., p. 431.

Allgemeinen die noch an der Kernwandung vertheilten Chromosomen besser fixirt; für die hier in Betracht kommenden Fragen gewährte andererseits das in Säuregemischen fixirte Material entschieden Vortheile. Nach längerem Probiren gelang es mit Safranin, Gentianaviolett und Orange dreifache Färbungen von grosser Schönheit zu erlangen. Diese Färbungen, sowie die grosse Dünne der nur 0,005 mm starken Mikrotomschnitte, verschafften mir überhaupt Einblick in manche Verhältnisse, die mir bisher verborgen geblieben waren. Dazu kam das besondere Verhalten der primären Kerne in jenen Larix-Pollenmutterzellen, die wie berufen erschienen, das Verständniss der Spindelbildung zu fördern. Während bei der erwähnten dreifachen Tinction das Cytoplasma eine rein braune, die Chromosomen eine rothbraune Färbung annahmen, zeigten sich die Nucleolen rothviolett, die Spindelfasern rein violett gefärbt. Demgemäss leuchteten die im Spindelstadium befindlichen Theilungsbilder aus den Präparaten hervor. — Die in der Winterruhe befindlichen Pollenmutterzellen von Larix europaea sind bereits in die ersten Stadien der Prophase getreten. Sie zeigen getrennte, an der Kernwandung vertheilte Chromosomen. Auch führen sie einen grossen, stark sich tingirenden Nucleolus und meist ein oder mehrere kleinere, schwächer sich färbende Nucleolen. Nur wenige Fäden durchziehen ausserdem noch den Kernraum und verbinden die Chromosomen untereinander oder mit den Nucleolen. Im gewärmten Raum ist die Weiterentwickelung nach 24 Stunden angeregt. Das umgebende Cytoplasma hat sein Fadengerüst um den Kern zusammengezogen und seine Fäden in Richtung der Kernoberfläche gerade gestreckt, so dass eben jener von Belajeff erwähnte Eindruck einer die Kernwandung deckenden Filzschicht hervorgerufen wird (Taf. II, Fig. 17*a* und *b*). Diese Cytoplasmahülle, die in ihrer Anlage den früher von mir beobachteten Spindelbildungen um geschlossene Kerne entspricht[1]), zeichnet sich durch die Körnchenarmuth ihrer Fäden aus. Auch treten diese Fäden meist schon mit deutlich violettem Tone hervor, während das nämliche Präparat die andern körnigen Fäden des angrenzenden Cytoplasma braun gefärbt zeigt. Zugleich werden in der noch geschlossenen Kern-

1) Ueber Kern- und Zelltheilung, 1888, p. 101, Taf. III, Fig. 40—42.

höhle im Anschluss an die Chromosomen, die Nucleolen und die wenigen zuvor vorhandenen Fäden, neue Fäden ausgebildet, die mit einem immer dichter werdenden Gerüstwerk die Kernhöhle füllen. Diese Fäden schliessen kleine Körner ein. Sie färben sich ausgeprägt violett, ihre Körnchen rothviolett, im Tone des Nucleolus. Dieser erfährt gleichzeitig auffällige Formveränderung. Er erscheint in unregelmässige Fortsätze ausgezogen, die dem Verlauf der neuen Kernfäden folgen. Einige dieser Fortsätze sind augenscheinlich von ihm losgetrennt und zerfallen in kleinere Körner, die durch Zwischenformen mit jenen entsprechend gefärbter Körnchen verbunden sind, welche sich in den Kernfäden vertheilt zeigen (Fig. 17*b*). Diese Vorgänge stellen sich im Innern aller Kerne mit Beginn der Spindelbildung ein, während die jeweilige Cytoplasmaansammlung um den Kern sehr reducirt sein kann, ja in einzelnen Fällen ganz fehlt (Fig. 18). Die Kernwandung schwindet hierauf und die den Kern umhüllenden Fasern treten mit den inneren in Verbindung. Die genannte Spindelanlage ist zunächst unregelmässig ellipsoidisch (Fig. 19), um, wie Belajeff weiter angiebt, alsbald drei- oder viereckig (Fig. 20) und schliesslich ausnahmslos zweipolig (Fig. 21) zu werden. Während dieser Vorgänge wurden die Fasern der Anlage, von aussen nach innen fortschreitend, in Richtung der Spindel gestreckt. Was vom Nucleolus noch vorhanden war, schwand, als die Kernwandung sich löste. Weiterhin ist die wichtige Thatsache zu constatiren, dass die kleinen, nucleolenartig sich färbenden Körnchen in den Kernfasern schwinden, in dem Maasse, als dieselben gestreckt wurden. Die fertige Spindel besteht dann demgemäss aus körnchenfreien Fasern. Die ganze geschilderte Entwickelung der Spindel lehrt auf das Unzweifelhafteste, dass dieselbe hier aus Fäden hervorgeht, welche im Kerninnern angelegt werden. Nur die äussersten Fasern der Spindel sind cytoplasmatischen Ursprungs. Die Färbung, welche die fertigen Spindelfasern bei der Safranin-Gentianaviolett-Orange-Tinction annehmen, ist die nämliche, welche die im Kern angelegten Fäden zeigen, und Alles drängt zu der Annahme, dass der Nucleolus die Substanz zur Bildung dieser Spindelfasern abgab. Nicht dass dessen Substanz sich zu den Spindelfasern gestreckt hätte, sie diente den Spindelfasern vielmehr als Wachsthumsmaterial.

Die so oft untersuchten Pollenmutterzellen der Liliaceen sind für das Studium der Spindelanlage bei Weitem nicht so günstig. An meinen mit Alkohol oder Chromosmiumessigsäure fixirten und mit Safranin oder Fuchsin-Jodgrün tingirten Präparaten, kann ich auch jetzt nichts Sicheres darüber ermitteln. Da ist eben nur das zu sehen, was ich seiner Zeit geschildert habe. Wenn die Chromosomen an der Kernwandung gesondert sind, erscheint die Kernhöhle leer, beziehungsweise von nur ganz wenigen zarten Fäden durchzogen. Augenscheinlich ist das gesammte oder so gut wie das gesammte Gerüst des ruhenden Kerns in der Bildung der Chromosomen aufgegangen. Dann löst sich der Nucleolus zum Theil oder vollständig, es schwindet die Kernwandung, das umgebende Cytoplasma dringt allseitig vor, die Chromosomen rücken dementsprechend zusammen und zwischen ihnen werden die Spindelfasern sichtbar. Es schien am nächsten, deren Anlage aus eingedrungenem Cytoplasma anzunehmen. Die bei Larix gesammelten Erfahrungen ändern die Sachlage. So giebt denn auch bereits Belajeff an[1]), dass in den Kernen der Pollenmutterzellen von Lilium vor dem Verschwinden der Kernwandung ein dichtes Fasergeflecht gebildet wird, „welches mit den Chromatinsegmenten in Verbindung steht". Dieses soll sich zu einer tri- oder tetrapolaren Figur und endlich zur bipolaren Spindel strecken. Nach Farmer's seitdem erschienener Publication über die Kerntheilung in den Pollenmutterzellen von Lilium[2]) sollen die Lininfäden, welche die Chromosomen zunächst verbinden, „abgetrennt" werden und nicht „länger unterscheidbar" bleiben, wenn sich die Chromosomen an der Wand des Kernes gruppirten. Unmittelbar vor der Ansammlung der Chromosomen im Aequator, die nach der Auflösung der Kernwand erfolgt, geht die Bildung der Spindel äusserst rasch von Statten. Sie entstehe, meint Farmer, „selten an zwei gegenüberliegenden Punkten des Kerns oder in Verbindung mit zwei bestimmten Körpern, die als Centrosphären betrachtet werden könnten, vielmehr an verschiedenen Punkten im Protoplasma und erst später gelangen diese Anlagen in annähernd convergirender Richtung

1) l. c., p. 437.
2) Flora 1895, p. 58.

zu den schliesslichen Polen der Spindel.“ Herr Bretland Farmer hat mit seltener Gefälligkeit mir sein Alkoholmaterial der Antheren von Lilium speciosum zur Verfügung gestellt, in dem sich auch die gewünschten Entwickelungszustände finden liessen. Sie wurden an zarten Mikrotomschnitten nach vollzogener Safranin-Gentianaviolett-Orange-Tinction untersucht. So konnte denn festgestellt werden, dass auch hier in der Kernhöhle, zur Zeit wo die Kernwandung sich löst, der Nucleolus grösstentheils schwindet und die Chromosomen durch das vordringende Cytoplasma zusammengedrängt werden, ein Fadenwerk auftritt (Fig. 4). Die Fäden desselben setzen an die Chromosomen an, ihr Verlauf ist zunächst gewunden, doch werden sie alsbald in Richtung der zu bildenden Spindel gestreckt. Sie können zunächst nach mehr als zwei Polen orientirt sein, schliesslich bildet sich aber stets eine zweipolige Spindel. In zahlreichen meiner Präparate sehe ich von Anfang an die Spindelfasern sich nur nach zwei Polen richten und finde dort mehrpolige Spindelanlagen nur ganz ausnahmsweise.

Auf Grund dieser neuen Thatsachen hat es nichts Auffälliges mehr, dass in bestimmten Fällen die Spindel sich in einem Kernraum bildet, der allseitig abgeschlossen erscheint. Ein seitlicher Abschluss gegen das umgebende Cytoplasma ist selbst bei Lilium möglich, da, wie wir eben sehen konnten, das angrenzende Cytoplasma an der Anlage der Spindel von Lilium nicht betheiligt ist. So hat denn Guignard Bilder dargestellt[1]), welche die fertige Spindel des primären Kerns der Embryosackmutterzelle von Lilium Martagon von der erhalten gebliebenen Kernwandung umschlossen zeigen. Die abgehobene Kernwandung erscheint geschlossen bis auf die beiden Pole, aus welchen die Spindel mit ihren Enden hinausragt. In den Pollenmutterzellen von Orchis mascula habe ich die gleiche Erscheinung beobachtet. Dieselbe war dort um so instructiver, als sie eine Ausnahme bildete. Im Allgemeinen wird nämlich in den Pollenmutterzellen von Orchis mascula die Kernwandung vor Anlage der Spindel gelöst. Da diese Anlage auch bei seitlich geschlossener Kern-

1) Nouvelles études sur la fécondation. Ann. d. sc. nat. Bot., 7. sér., T. 14, Taf. 13, Fig. 50—53.

wandung vollzogen werden kann, so beweist das wohl sicher die Nichtbetheiligung des auch hier sonst von den Seiten her in die ursprüngliche Kernhöhle vordringenden Cytoplasmas an der Spindelbildung. Der äussere Fasermantel, den die Kernspindel in den Pollenmutterzellen von Larix vom umgebenden Cytoplasma erhält, ist somit nicht eine allgemeine Erscheinung. Dass andererseits bei einem und demselben Object beide Bildungsmodi je nach Umständen möglich sind, das lehren mich meine Erfahrungen an Galanthus nivalis[1]). Im Wandbeleg der Embryosäcke dieser Pflanze kann die Spindelbildung mit Anlage einer extranuclearen Spindel beginnen, welche den noch geschlossenen Kern umhüllt, oder diese extranucleare Faserbildung kann unterbleiben und die Spindel nur aus dem Kerninnern entstehen. Aehnliche Erscheinungen beobachtete Went[2]) auch im Wandbelege der Embryosäcke von Leucojum aestivum, von Narcissus Pseudonarcissus und von Fritillaria imperialis. Wo in solchen Fällen extranucleare Fasern selbst in grösserer Mächtigkeit angelegt werden[3]), bilden sie schliesslich um die intranuclear erzeugte Spindel nur eine dünne, wohl auch schliesslich ganz verschwindende[4]) Hülle. Ganz entsprechende Bilder solcher von der Kernwandung seitlich umschlossener Kernspindeln, wie wir sie eben in dem Embryosack von Lilium und den Pollenmutterzellen von Orchis schilderten, „sind mir auch wiederholt in den sich theilenden Zellen von Sphacelaria scoparia entgegengetreten, allgemein scheinen sie für die Pilze zu gelten, so weit wenigstens, als man das den Figuren von Wager[5]) und von Gjurašin[6]) entnehmen kann". — Das leitet zu denjenigen Fällen hinüber, wie sie uns für Protisten geschildert werden und die ein völliges Geschlossenbleiben der Kernwandung, selbst an den Polen, während der Spindelanlage

---

1) Ueber Kern- und Zelltheilung, 1888, p. 101, Taf. III, Fig. 41, 42.

2) Beobachtungen über Kern- und Zelltheilung. Ber. d. deutsch. bot. Gesell., 1887, p. 252.

3) l. c., Taf. III, Fig. 42.

4) Ebenda, Fig. 47.

5) On nuclear division in the Hymenomycetes. Ann. of Bot., Vol. VII, 1893, Taf. 24, Fig. 10, 12.

6) Ueber die Kerntheilung in den Schläuchen von Peziza vesiculosa Bulliard. Ber. d. deutsch. bot. Gesell., 1893, Taf. VII, Fig. 2, 10, 11.

angeben. So muss es unter Anderem bei Euglypha alveolata nach Schewiakoff[1]) sein. Der Nucleolus des in Theilung begriffenen Kerns von Euglypha alveolata schwindet schon im Knäuelstadium, nachdem er zuvor an Grösse zugenommen. Die gesonderten Chromosomen ziehen sich dann nach der Aequatorialebene, worauf nach Schewiakoff von den beiden Centrosomen aus, welche der Kernwandung an den Polen anliegen, die Bildung der Spindelfasern ausgeht. Die Stellen der Kernwandung, an denen sich die Centrosomen befinden, sind etwas eingestülpt, doch konnte Schewiakoff dort keinerlei Oeffnungen entdecken[2]). Er weist zugleich darauf hin, dass auch die Beobachtungen von Bütschli und von Pfitzner an Infusorienkernen „gegen die Annahme eines Eindringens der Polstrahlen und ihre Umbildung in achromatische Spindelfasern" sprechen. Die Spindelfasern von Euglypha sind zunächst sehr zart, werden dann dicker und dringen von den Centrosomen aus immer weiter in den Kern vor, „bis sie in der Aequatorialebene aufeinander stossen und mit ihren Enden verschmelzen"[3]). Sie üben einen richtenden Einfluss auf die Chromosomen aus, laufen aber continuirlich von Pol zu Pol. Der Abschluss an den Polen nöthigt, nach Schewiakoff's Ansicht, dazu, die Spindelfasern von Euglypha aus einer achromatischen Substanz abzuleiten, die im Kern vorhanden sein muss. Doch hält es Schewiakoff „für sehr möglich, dass die Kernspindel nicht ausschliesslich aus der achromatischen Kernsubstanz aufgebaut wird, die sich im ruhenden Kern befindet. Ebenso wie chromatische Substanz in gelöstem Zustande aus dem Plasma in den Kern eindringt, kann auch dasselbe mit der achromatischen der Fall sein[4])."

Während gegen den Ursprung der chromatischen Substanz der Chromosomen aus den Nucleolen das mikrochemische Verhalten der letzteren spricht, stehen ähnliche Bedenken der Ableitung der Spindelfasern aus der Nucleolarsubstanz nicht ent-

---

1) Ueber die karyokinetische Kerntheilung bei Euglypha alveolata. Morphol. Jahrb., Bd. XIII, p. 228.

2) l. c., p. 227.

3) l. c., p. 224.

4) l. c, p. 228.

gegen. Werden fixirte Theilungsbilder mit rauchender Salzsäure behandelt, welcher die Spindelfasern so gut widerstehen, so fällt ein ähnliches Verhalten auch der Nucleolen auf. Diese Uebereinstimmung war mir schon vor mehr als zehn Jahren aufgefallen [1]), doch konnte ich es damals noch nicht wagen, in den Nucleolen das Material für die Spindelfaserbildung anzunehmen, da mir die directe Beobachtung gegen eine solche Annahme zu sprechen schien. So wie die Spindelfasern unterscheiden sich auch die Nucleolen von den Chromosomen durch ihren Mangel an Nucleïn. Darauf hat bereits Zacharias hingewiesen, zugleich mit der Bemerkung, dass die beobachteten Thatsachen „zu bestimmten Schlüssen in Betreff des Schicksals der Nucleolarsubstanz nach dem Schwinden des Nucleolus, insbesondere ihrer Beziehungen zu den Kernplattenelementen und Spindelfasern“ nicht berechtigen [2]).

In der inzwischen auch auf botanischem Gebiet controvers gewordenen Centrosomenfrage will ich mich hier nur so weit äussern, als es zu einer Stellungsnahme nothwendig ist. Ausgedehntere Untersuchungen über Centrosomen habe ich jetzt nicht anstellen wollen, da eine ausführlichere Arbeit von Humphrey über diesen Gegenstand zu erwarten ist. Meine älteren Erfahrungen erstrecken sich zunächst auf Sphacelaria scoparia. Ich studirte dort das Verhalten der Centrosomen während der Kerntheilung und stellte auch ihr Fortbestehen am ruhenden Kerne fest [3]). Die mit 1 % Chromsäure fixirten Objecte halten sich in Seewasser, dem etwas Campher zugesetzt ist, so gut, dass sie stellenweise die Centrosomen sammt ihrer Astrosphäre noch besser wie zuvor zeigen. Humphrey [4]) hat nach diesem Material vor einiger Zeit einen Kern mit seinen beiden Centrosphären abgebildet. Sein Bild stimmt mit meinen Figuren [5]) und

---

1) Die Controversen der indirecten Kerntheilung, 1884, p. 55.

2) Ueber den Nucleolus. Bot. Zeit. 1885, Sp. 277.

3) Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung. Histol. Beiträge, Heft IV, 1892, p. 52.

4) Nucleolen und Centrosomen. Ber. d. deutsch. bot. Gesell., 1894, Taf. VI, Fig. 13.

5) l. c., Taf. III, Fig. 2, 3.

meiner Beschreibung überein, was ich hervorhebe, weil Guignard aus Versehen angiebt, ich hätte nur eine Centrosphäre für den ruhenden Kern von Sphacelaria geschildert. Thatsächlich hebe ich nur hervor, dass im Gegensatz zu anderen Pflanzen die Centrosphäre bei Sphacelaria sehr spät nach vollzogener Kerntheilung an dem jungen Tochterkerne sich verdoppelt, denn erst, „während der neu erzeugte Tochterkern in den Ruhezustand tritt, theilt sich sein Centrosom und die Astrosphäre folgt weiterhin dieser Theilung". Vor Kurzem haben Farmer und Reeves[1]) die Centrosphären an den sich theilenden Kernen der Sporen von Pellia epiphylla besonders deutlich gesehen. Ausgedehnte Untersuchungen stellte Humphrey über diesen Gegenstand an, und theilte er in einer vorläufigen Veröffentlichung[2]) bereits mit, dass er die Centrosomen für dauernde Elemente des Protoplasma halte, die auch im Ruhezustande der Kerne verharren, auch nicht in das Kerninnere aufgenommen werden, vielmehr neben den Kernen im Cytoplasma liegen. So bestätigte Humphrey die inzwischen durch G. Karsten[3]) angefochtenen Guignard'-schen Angaben. Auch Guignard[4]) selbst sah sich veranlasst, für diese Angaben von Neuem einzutreten. Hingegen hat wiederum vor Kurzem Lavdowsky[5]), gestützt auch auf die Untersuchung pflanzlicher Objecte, sich dahin ausgesprochen, dass die Centrosomen „wahrscheinliche Theile von Kernkörperchen seien, die zur Zeit der Karyokinese von den Kernelementen auswandern. Die Astrosphären, in welchen die Centrosomen liegen, wären andererseits „vorübergehende unconstant zu beobachtende Erscheinungen, welche nur in dem Zellenplasma resp. Protoplasma vorhanden sind und ganz und gar nur in demselben Zellensubstrat sich entwickeln". Belajeff nimmt zu der Centrosomenfrage

1) On the occurence of Centrosphaeres in Pellia epiphylla. Ann. of Botany, Vol. VIII, 1894, p. 219 und Taf. XIV.

2) l. c., p. 108.

3) Ueber Beziehungen der Nucleolen zu den Centrosomen bei Psilotum triquetrum. Ber. d. deutsch. bot. Gesell., 1893, p. 555.

4) Sur l'origine des sphères directrices. Journal de Bot., 1894, p. 243.

5) Von der Entstehung der chromatischen und achromatischen Substanzen in den thierischen und pflanzlichen Zellen. Anat. Hefte, herausg. von Merkel und Bonnet, 1894, p. 380.

nicht entschiedene Stellung[1]), während Farmer[2]) ihre Anwesenheit in den Pollenmutterzellen von Lilium in Abrede stellt.

Ich konnte für Sphacelaria scoparia seiner Zeit angeben[3]) dass die beiden Centrosphären, die dem ruhenden Kern anliegen, auseinander zu rücken beginnen, wenn dieser Kern in Theilung treten soll. Sie erreichen die Pole des Kerns, während dieser noch keine merkliche Veränderung in seinem Innern zeigt und auch sein grosses Kernkörperchen noch führt. Auch wenn, wie das meist der Fall, die Centrosphären nicht sicher zu unterscheiden sind, weisen die radialen Anordnungen im umgebenden Cytoplasma hier deutlich auf die Orte hin, an welchen sie sich befinden. Erst wenn die Centrosphären die Kernpole erreicht haben, streckt sich der Kern und löst sich dessen Wandung an den Polen. Nunmehr schwindet das grosse Kernkörperchen und es bildet sich die Kernspindel aus, in der die kleinen Chromosomen sich zur äquatorialen Kernplatte aneinander reihen. Unter Umständen bleiben die Centrosphären in etwas seitlicher Lage stehen[4]), und dementsprechend schwindet auch die Kernwandung an jenen Stellen. — Das Alles stimmte durchaus zu den Angaben, welche Guignard zuvor für verschiedene Gefässkryptogamen und Phanerogamen gemacht hatte[5]), und auch zu den Beobachtungen, die späterhin Farmer[6]) an dem Lebermoos Pellia epiphylla anstellte. — Herrn Farmer verdanke ich ein prachtvolles Präparat von Pellia epiphylla, das eine grosse Serie mit dem Mikrotom geschnittener Sporangien aufweist. Das Material war mit Alkohol fixirt, die Schnitte mit Gentianaviolett-Orange gefärbt. Die Sporen enthalten ungezählte Theilungsbilder und zeigen die Centrosphären mit einer Klarheit, die selbst an thierischen Objecten nicht häufig ist (Fig. 32, Taf. III). Freilich gilt das nur für bestimmte Zustände der Theilung. Die

---

1) l. c., p. 441.

2) Ueber Kerntheilung in Lilium-Antheren, besonders in Bezug auf die Centrosomenfrage. Flora 1895, p. 56.

3) l. c., p. 54 und Taf. III, Fig. 1—7.

4) l. c., Taf. III, Fig. 5.

5) Nouvelles études sur la Fécondation. Ann. d. sc. nat. Bot., T. 14, p. 163.

6) On the Occurence of Centrospheres in Pellia epiphylla. Ann. of Bot., Vol. VIII, 1894, p. 219.

Abbildungen, welche Farmer veröffentlicht hat, sind durchaus correct und seine Schilderung richtig, so dass ich hier nur einige nach seinem Präparat entworfene Bilder gebe, weil sie zur Klarlegung meiner Auffassung nothwendig sind. An den ruhenden Kernen von Pellia epiphylla will es in keiner Weise gelingen, die Centrosphären nachzuweisen. Ebenso werden dieselben meist unsichtbar, wenn die Kernspindel fertig ist (Fig. 36, Taf. III), um sich wieder während des Auseinanderweichens der Tochterchromosomen mehr oder weniger deutlich an den Spindelpolen zu markiren; es zeigen die Strahlungen zum Mindesten dann ihre Lage deutlich an (Fig. 38). Hierauf schwinden die Strahlungen wieder (Fig. 39) und auch von den Centrosphären ist bis zum nächsten Theilungsschritt nichts mehr zu sehen. An den fertigen Kernspindeln des mir zur Verfügung stehenden Präparates werden die Centrosphären unsichtbar, während sie sich doch in den benachbarten Zellen an entsprechenden karyokinetischen Bildern scharf zeichnen. Dass sie an der Spindel nicht fehlen, dass zeigen thatsächlich diejenigen Fälle an, in welchen man sie sieht. Solche Fälle hat Farmer abgebildet[1]); mir selbst traten sie nur vereinzelt entgegen (Fig. 35, Taf. III). Sie beweisen doch wohl, dass Centrosomen unsichtbar sein können, auch da, wo sie aller Wahrscheinlichkeit nach vorhanden sind. Somit lehrt Pellia, wie vorsichtig man überhaupt mit der Beurtheilung negativer Befunde auf diesem Gebiete sein muss. Bei Pellia epiphylla zeigte sich die Centrosphäre als sehr kleine, nach Gentianaviolett-Orange-Behandlung braun gefärbte Kugel, in deren Mitte in manchen Fällen sicher ein punktförmiges Centrosom sich unterscheiden liess (Fig. 32, Taf. III). In dem Augenblick, wo die Strahlung wegfällt, ist diese kleine Centrosphäre von anderen körnigen Gebilden des Cytoplasma nicht mehr unterscheidbar. Auch an den zur Theilung sich anschickenden Pellia-Kernen werden die Centrosphären erst kenntlich, wenn sie die Pole erreichen (Fig. 31) oder doch nicht weit von diesen Polen entfernt sind. Dann nämlich erst treten um dieselbe jene radialen Strahlen auf, die sich eine Strecke weit in das umgebende Cytoplasma fortsetzen. Sind die Centrosphären in Action getreten, bevor sie die gegen-

---

1) l. c., Taf. XIV.

überliegenden Seiten des Kernes erreichten, dann zeigt auch wohl, ganz wie es Farmer schon darstellt[1]), die sich bildende Theilungsfigur zunächst eine Krümmung (Fig. 33, Taf. III). Diese gleicht sich weiterhin aus. Eine nicht seltene Erscheinung ist das Auftreten von mehr als zwei und zwar dann vorwiegend von drei Polen (Fig. 34). Zwei derselben stehen in solchen Fällen einander meist näher als dem dritten (Fig. 34). Ich habe keine einzige dreipolige Kernspindel in den Schnitten gefunden, welche eine grössere Zahl dreipoliger Anlagen aufwiesen, so dass ich es für wahrscheinlich halte, dass solche überzählige Pole sich nachträglich vereinigen. Manche Bilder, die ich zu sehen Gelegenheit hatte, sprachen jedenfalls mehr für eine solche Annahme, als für die etwaige Auflösung der überzähligen Centrosome. Wie das Farmer geschildert, und ich es auch schon berührte, wird der zuvor runde Kern ellipsoidisch und sein Kerngerüst zieht sich nach der Aequatorialgegend. Die beiden Enden des Kernes erscheinen nunmehr nur von spärlichen Plasmafäden durchzogen. So weit als das dichte Gerüstwerk des Kernes der Kernwandung anliegt, bleibt diese erhalten, ja sie markirt sich, wie auch Farmer schon angiebt, dort sogar schärfer, während an den inhaltsarmen Enden des Kernes die Kernwandung ganz dünn wird (Fig. 31, Taf. III). Ein Theil der von den Centrosphären ausgehenden Strahlen ist den beiden Kernenden dicht angeschmiegt, so dass diese von einer faserigen Kappe bedeckt erscheinen. Es vollzieht sich im Aequator die Sonderung des Gerüstes in die acht Chromosomen, die sich zu einem äquatorialen Ringe an der Kernwandung vertheilen. Da letztere hier in voller Stärke erhalten blieb, so bietet sie den gesonderten Chromosomen die entsprechenden Stützpunkte. Währenddem schwindet der Nucleolus. — Dann wird die Kernwandung an den Polen aufgelöst, die Kernspindel ausgebildet und nachdem die Chromosomen an dieser ihre Befestigung fanden, schwindet auch der äquatoriale Theil der Kernwandung. Die Kernspindel zeigt eine typisch spindelförmige Gestalt. Nach den Polen zu erscheint sie dichter und dunkler braun tingirt als in ihrem äquatorialen Theile. Das hängt damit zusammen, dass die feinen Spindelfasern nach

1) l. c., Taf. XIV, Fig. 3, 4.

dem Aequator hin zu dickeren Strängen sich vereinigen, die einen grösseren Abstand zwischen sich lassen. Die Zahl der Spindelfasern ist auch im Aequator grösser als diejenige der Chromosomen, so dass nur an einem Theil dieser Spindelfasern Chromosomen anschliessen, die anderen frei zwischen den Chromosomen den Aequator passiren. In dem Augenblick, wo die Spindel ganz fertig gestellt ist, lässt sich, wie schon erwähnt, in dem mir vorliegenden Präparat, an den Polen derselben von den Centrosphären meist nichts mehr erkennen (Fig. 36, Taf. III). Die Strahlung in dem angrenzenden Cytoplasma ist verschwunden, und nur an der Spindeloberfläche sind meist jene Strahlen erhalten geblieben, welche zuvor der Kernwandung angeschmiegt waren. Diese Strahlen endigen blind, ohne den Aequator zu erreichen. — Sind die Tochtersegmente an ihren Bestimmungsort annähernd gelangt, so treten die Strahlungen an den Spindelpolen von Neuem auf (Fig. 38). Die Strahlung schwindet hierauf wieder, wenn die Abgrenzung der Tochterkerne vollzogen ist und die Anlage einer Kernhöhle in denselben begonnen hat (Fig. 39).

Wir haben eben gesehen, dass auch bei Pellia mehr als zweipolige Zustände vor Anlage der Kernspindel zu beobachten sind. Die Deutlichkeit, mit der die Centrosphären bei Pellia sich zeichnen, lässt keinen Zweifel darüber bestehen, dass die Multipolarität der Spindeln bei dieser Pflanze durch eine Ueberzahl von Centrosomen veranlasst wird. Mehrpolige Spindelanlagen sind Belajeff auch in den Pollenmutterzellen von Larix und der Liliaceen entgegengetreten und zwar so häufig, dass er die Frage aufwirft, ob ein solcher vielpoliger Zustand dort von den Spindelanlagen nicht stets durchlaufen werde[1]). Vielpolige Spindeln erweckten andererseits in Farmer[2]) die Vorstellung, dass Centrosomen in den Pollenmutterzellen der Liliaceen überhaupt fehlen könnten. Solche Multipolarität schliesst aber thatsächlich die Existenz individualisirter Actionscentren nicht aus und könnte vielleicht ihre Erklärung in dem Ergebniss der Untersuchungen von Martin Heidenhain[3]) finden. Heidenhain kam nämlich

1) l. c., p. 438.

2) l. c., p. 58 ff.

3) Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern- und Zellenprotoplasma. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 43, 1894, p. 423.

bei sehr eingehender Untersuchung der „Centralkörper“ der Lymphocyten und Riesenzellen des Knochenmarks zu dem Ergebniss, dass im Centrum einer Astrosphäre sich nicht ein, sondern eine Mehrzahl färbbarer Körperchen findet. Diese sollen einen einheitlichen Complex darstellen, den Heidenhain als Mikrocentrum bezeichnet[1]). Die zu einander gehörigen „Centralkörper“ sind der Regel nach ungleich gross und zwar schon im Moment ihrer Entstehung. Die Centralkörper, die Centrosomen, besitzen nach Heidenhain die Fähigkeit zu wachsen und sich durch Knospung zu vermehren. Sie können entweder für sich allein oder in Gruppen vereinigt die Ursprungspunkte für die Fäden eines centrirten Systems abgeben[2]). Die Astrosphäre hingegen hat nach Heidenhain „keine Selbstständigkeit und ist kein Organ mit demselben Titel des Rechts wie der Kern“[3]).

Ist der centrale Körper in der Astrosphäre, der bei Pflanzen als einfaches Centrosom gedeutet wurde, ein Mikrocentrum im Sinne Heidenhain's, so liesse die Multipolarität pflanzlicher Spindelanlagen, wo sie vorkommt, sich leichter aus demselben ableiten. — Bei Sphacelaria werden sofort bipolare Spindeln angelegt, so auch, so weit ich aus den vorhandenen Angaben ersehen kann, bei Pilzen; mehrpolige Spindeln bilden bei Pellia sicher eine Ausnahme; in den zuvor betrachteten Pollenmutterzellen gehören sie hingegen zu den häufigeren Erscheinungen, doch konnte ich mich davon überzeugen, dass sie einen nothwendig zu durchlaufenden Entwickelungszustand nicht bilden. Das wenigstens muss ich meinen zahlreichen, mit Alkohol fixirten Präparaten entnehmen, in welchen mehrpolige Spindelanlagen nur selten sind. So erscheint es mir nicht ganz ausgeschlossen, dass das viel langsamere Eindringen der fixirenden Säuregemische in pflanzliche Zellen doch Veränderungen anregen könnte, die zur Fragmentirung der Mikrocentren führen. An Alkoholpräparaten finde ich, ganz in Uebereinstimmung mit Guignard, nur solche Spindeln, die auf eine Centrirung nach zwei Polen hinweisen. — Gilt die Angabe Heidenhain's, dass nur die Centro-

1) l. c., p. 463.
2) l. c., p. 637.
3) l. c., p. 641.

somen, nicht die Astrosphären dauernde Bestandtheile des Protoplasma seien, auch für das Pflanzenreich, so würde das in der That erklären, warum es so selten bisher gelang, Centrosphären am ruhenden pflanzlichen Zellkern nachzuweisen. Centrosomen, die nicht in Astrosphären eingeschlossen und durch solche Umhüllung markirt sind, dürften sich eben schwer in dem körnigen pflanzlichen Cytoplasma unterscheiden lassen. Ebenso wäre es erklärlich, dass die Centrosphären bei Pellia auch während der Karyokinese vorübergehend kenntlich und unkenntlich werden, je nachdem ihre Thätigkeit steigt oder sinkt. Höhepunkte der Action liegen für die Centrosomen in pflanzlichen Zellen zweifellos zur Zeit der Spindelanlage und zur Zeit der Beförderung der Tochterchromosomen nach den Polen. Da wird vielfach auch in pflanzlichen Zellen eine Strahlenbildung im angrenzenden Cytoplasma kenntlich, während sie auf anderen Phasen der Kerntheilung nicht zu erkennen ist. Das trat mir auch deutlich an den Spindelpolen in den Pollenmutterzellen von Larix europaea entgegen (Fig. 23, 25), und ich glaube mich nicht zu täuschen, wenn ich behaupte, dann auch in einzelnen Fällen die Centrosphären an den umstrahlten Stellen gesehen zu haben (Fig. 25*b*, Taf. II).

Ganz besonders musste es mir daran liegen, mit Hilfe der besseren Untersuchungsmittel die Vorgänge beim Auseinanderrücken der Tochterchromosomen nochmals zu prüfen. Die 0,005 mm dicken Mikrotomschnitte bieten in der That ganz bedeutende Vortheile gegenüber solchen Bildern dar, wie sie sich durch Einstellung auf den optischen Durchschnitt gewinnen lassen. Die sehr objective Darstellung des augenblicklichen Zustandes in dieser Frage, die Flemming neuerdings entwarf[1]), liess es mir als eine Pflicht erscheinen, den Gegenstand von Neuem zu untersuchen. Ist es doch sicher, dass die Ed. van Beneden'sche[2]) Vorstellung von der Beförderung der Tochterchromosomen nach den Polen durch sich contrahirende Spindelfasern unseren

1) Zelle, Bericht über die Literatur von 1892 bis 1894 in den Ergebnissen der Anat. u. Entwickelungsgesch. von Merkel und Bonnet, Bd. III, 1893, p. 113.

2) Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire, 1883, p. 386 und Ed. van Beneden et Adolphe Neyt, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique de l'Ascaride mégalocephale. Bull. de l'Acad. de Belgique, 3. sér., T. XIV, 1887, Sep.-Abdr., p. 41.

Einblick in die Mechanik der Mitose wesentlich fördert. Meine bisherigen Angaben mussten ein Hinderniss zur Verallgemeinerung dieser Vorstellung bilden, denn es ist, wie Flemming schon hervorhebt[1]), klar, dass, wenn Ed. van Beneden das Richtige getroffen hat, die von ihm geschilderten Vorgänge bei jeder indirecten Kerntheilung wiederkehren müssten. Da ich in meinen letzten Publicationen besonders durch das Studium der Pollenmutterzellen der Orchideen beeinflusst worden war, wandte ich mich zunächst wieder an diese. Da meinte ich aber doch wieder, trotz sorgfältigster Selbstkritik, dass meine bisherige Auffassung des Auseinanderweichens der Tochterchromosomen, als eines Gleitens längs der Spindelfasern, begründet sei. Die Fig. 14 und 15, Taf. II, in denen ich möglichst genau die Natur wiederzugeben bestrebt war, mögen dafür zeugen. Ich behandelte solche Präparate auch mit rauchender Salzsäure und entfernte in solcher Weise die Chromosomen aus dem Bilde, doch auch hier waren keine Anknüpfungspunkte für die Contraction irgend welcher Spindelfasern zu gewinnen. Sämmtliche Spindelfasern waren dann continuirlich von einem Ende der Spindel zum andern zu verfolgen, sie zeigten nur an der Stelle, an welcher die Chromosomen sich gerade befanden, vielfach eine schwache Ausbuchtung. Andererseits hatte aber doch Belajeff inzwischen für die Kerne der Pollenmutterzellen von Larix und von Lilium angegeben[2]), dass die Fasern der Spindelanlage „mit den Chromatinsegmenten verbunden sind", dass diese Chromatinsegmente von den Faserbündeln, an denen sie befestigt sind, in die Aequatorialebene der Spindel gezogen und dass sie endlich durch Verkürzung dieser Faserbündel gespalten und nach den Polen befördert werden. „Bei Lilium tritt es besonders deutlich hervor, dass die Bündel nur in zwei Punkten an den Segmenten befestigt sind und dass sie wirklich aus sehr vielen Fäden bestehen." Für Larix wird auch angegeben, dass zwischen den an den Segmenten befestigten Bündeln sich noch andere Fäden hinziehen, welche die beiden Polhälften der Kernspindel verbinden. Die nach den Polen zu gezogenen Tochtersegmente „schieben diese Fäden auseinander und lassen sie zu dicken Fadensträngen verschmelzen".

1) l. c., p. 113.
2) l. c., p. 433 ff.

Dass bei Lilium und selbst auch bei Larix die Spindelfasern, an welchen die Chromosomen haften, in der Aequatorialebene unterbrochen sein sollten, davon konnte ich mich durch directe Beobachtung nicht überzeugen, und lehrte mich die Behandlung der Spindeln mit rauchender Salzsäure geradezu das Gegentheil. Auch konnte ich bei Anlage der Spindel stets constatiren, dass die Chromosomen zunächst in verschiedener Entfernung von den Polen den Spindelfasern anhaften, dass jene Spindelfasern von Pol zu Pol reichen und dass eine Verschiebung der Chromosomen an denselben nach der Aequatorialebene somit anzunehmen sei. Dann musste es mir von Neuem auffallen, dass die Fortsätze, mit welchen jedes Kernplattenelement der Spindelfaser folgt, in Richtung der beiden Pole genau dieselbe Linie einhalten. Auch diese aus Guignard's und meinen Figuren wohlbekannte Erscheinung würde schwer verständlich, falls die Spindelfaser beiderseits nur an dem Kernplattenelement befestigt sein sollte, ohne den Aequator zu durchziehen. Kurzum auch hier schien es zunächst, als müsse ich an meiner bisherigen Vorstellung von dem Vorgang des Auseinanderweichens der Tochtersegmente festhalten und doch war diese Vorstellung nicht richtig.

Die Lösung fand sich auf einem anderen Wege. Schon Guignard war es aufgefallen[1]), dass die zwölf Spindelfasern, an welchen die Chromosomen des Kernes im Embryosack von Lilium Martagon haften, aus der Verschmelzung feinerer Fasern hervorgegangen sein müssten. Er sah nämlich zunächst eine grössere Zahl feinerer Fasern, erst später nur die zwölf stärkeren. Diese Angabe trifft auch für die Pollenmutterzellen von Lilium und von Fritillaria zu: das führt zur Lösung der Controverse. In den secundären Spindelfasern, an welchen die Elemente der Kernplatte bei Lilium und Fritillaria haften, sind thatsächlich solche primäre Fasern vertreten, welche an den Chromosomen endigen und solche, welche von Pol zu Pol laufen. Daraus erklären sich die zuvor berührten Erscheinungen: die Chromosomen werden durch die an sie ansetzenden Fasern längs der durchgehenden Fasern verschoben und gelangen so in die Aequatorialebene; ihre polaren Fortsätze folgen den durchgehenden Fasern,

1) Nouvelles études sur la fécondation, l. c., p. 185.

daher beiderseits der nämlichen Linie; nach Entfernung der Chromosomen durch rauchende Salzsäure tritt keine Unterbrechung der Spindelfasern im Aequator ein; endlich wenn die Tochtersegmente auseinander weichen, scheinen sie uns längs der durchgehenden Spindelfasern zu gleiten, während sie an denselben durch die sich contrahirten Spindelfasern gegen die Pole gezogen werden. In jeder der secundären Fasern ist eben ein primärer Bestandtheil an durchgehenden und ein solcher an unterbrochenen, an die Chromosomen ansetzenden Fasern vorhanden, und zwar ist letzterer Bestandtheil weit geringer, so dass er sich bisher der Beobachtung entziehen konnte. Während des Auseinanderweichens der Tochterchromosomen treten polwärts die primären Bestandtheile der Spindelfasern mehr oder weniger vollständig auseinander, und nun kann man in der That an zarten Mikrotomschnitten constatiren, dass bestimmte feine Fasern an den Chromosomen endigen [Fig. 8, 9, Taf. II][1]). Diese Trennung in die feineren Fasern veranlasst es, dass die Theile der Kernspindel zwischen den Tochterplatten und den Polen sich jetzt meist merklich stärker färben als der äquatoriale Theil. Das fiel Guignard[2]) bereits in dem Embryosack von Lilium auf. Er schreibt: „Zwischen den chromatischen Elementen jeder Tochterkernanlage und dem entsprechenden Pol ist der termine Theil der Spindel sehr markirt und färbt sich lebhaft mit Hämatoxylin, als wenn ein Theil der Substanz der Fäden sich gleichzeitig gegen die Pole gezogen hätte, während im Aequator ihre Zartheit sie kaum färbbar macht.“ Diese Beobachtung findet jetzt in dem Vorausgehenden ihre Erklärung. — Solche Objecte, wie die Pollenmutterzellen von Orchis mascula, sind andererseits besonders dazu angethan, zu einer falschen Schlussfolgerung zu verleiten. Die primären Fasern der Spindel bleiben da bis zuletzt in den secundären Fasern vereint. Die 16 gleichmässig in der Kernplatte vertheilten Tochterchromosomen scheinen bis zuletzt an diesen Fasern nur entlang zu gleiten. Um den inneren Chromosomen der Tochterplatten das Gelangen an die Pole

1) Vergl. auch die beiden Fig. 10 und 11 aus dem Wandbeleg des Embryosackes von Iris sibirica.

2) Nouvelles recherches sur la noyau cellulaire. Ann. d. sc. nat. Bot., Taf. XX, 1885, p. 335.

unter solchen Umständen zu ermöglichen, treten die secundären Spindelfasern dort so auseinander, wie es in meiner Fig. 15 dargestellt ist. Die Kernspindel erhält dadurch die Gestalt einer Tonne. — In den Pollenmutterzellen von Larix europaea verschmelzen die primären Spindelfasern nur in dem äquatorialen Theile der Spindel zu dickeren secundären Strängen (Fig. 23, Taf. II). Entweder zählt man dort nur soviel secundäre Stränge als Kernplattenelemente vorhanden sind (Fig. 22, Taf. II), oder es giebt auch noch secundäre Stränge, welche frei die Aequatorialebene passiren (Fig. 23). Diejenigen Stränge, an welchen die Kernplattenelemente ansetzen, sind aber unter allen Umständen aus zahlreichen feinen, primären Fasern zusammengesetzt und diese Zusammensetzung ist an zarten Mikrotomschnitten oft direct zu constatiren. In jedem secundären Strang, der mit einem Kernplattenelement in Verbindung steht, sind solche primäre Fasern vertreten, welche an dem Element endigen, und solche, welche den Aequator passiren. Daher, auch in diesem Falle, die polaren Fortsätze der Kernplattenelemente in einer Linie laufen (Fig. 22, 23). In den polaren Theilen der Spindel sind die primären Stränge mehr oder weniger vollständig frei, zeigen dort auch wohl einen weniger regelmässigen Verlauf, berühren und trennen sich seitlich, was die Vorstellung eines Netzwerkes erweckt, welches Belajeff auch als vorhanden annimmt[1]). Während des Auseinanderweichens der Tochterchromosomen werden auch in diesem Falle nur diejenigen feinen, primären Fasern eingezogen, welche an diese Chromosomen ansetzen. Von jedem secundären Strang in der Aequatorialebene bleibt der grösste Theil als Verbindungsfaden fortbestehen (Fig. 24). Die Chromosomen drängen die zurückbleibenden Spindelfasern aneinander, die auch mit jenen Strängen sich vereinigen, welche zuvor ganz frei die Aequatorialebene passirten. So entstehen Bilder wie unsere Fig. 24, an der man auch ganz deutlich diejenigen primären Fasern unterscheiden konnte, welche an die Umbiegungsstellen der Tochterchromosomen ansetzten.

Sehr auffällig erschien mir zunächst die Angabe von Belajeff, dass die Kernplattenelemente in den primären Kernen der Pollenmutterzellen von Lilium und von Larix[2]) eine Spaltung

---

1) l. c., p. 434.

2) l. c., p. 434 u. 439.

erfahren sollten, und dass es diese sei, die sie in V-förmige Tochterchromosomen zerlege. Das Auffällige dieser Angabe lag für mich vor Allem darin, dass eine Längsspaltung der Chromosomen bei Lilium thatsächlich vorher schon erfolgt, bevor der Kernfaden in getrennte Abschnitte zerlegt wird. Bei Belajeff findet sich über diese erste Längsspaltung bei Larix keine Angabe. Die Chromatinkörnchen im Larixkern verschmelzen laut seiner Schilderung[1]) „zu homogenen, unregelmässig geformten Chromatinkörpern, meist ringförmigen Gebilden mit Vorsprüngen, zuweilen auch X-förmigen Figuren". Dann sollen sie zu Klümpchen mit vier Fortsätzen sich ausbilden, „zwei derselben dienen als Anhaltspunkte für die Achromatinfäden, die beiden andern liegen ihnen kreuzweise gegenüber" nach Anlage der Kernspindel. „Durch allmähliches Zusammenziehen der Fadenbündel werden die zwei Fortsätze der Chromatinsegmente, an denen die Fäden befestigt sind, in die Länge gezogen, so dass letztere die sich mehr und mehr nach den Polen der Spindel verlängernden Arme des Kreuzes bilden; die beiden kürzeren Arme kommen in die Aequatorialebene zu liegen." „Im Kreuzungspunkte der Arme bildet sich im weiteren Verlaufe ein Riss, welcher sich allmählich in die längeren Arme des Kreuzes verlängert." „Eine weitere Verkürzung der an den Kernsegmenten befestigten Fäden hat die Spaltung der kürzeren, in der Aequatorialebene liegenden Arme des Kreuzes zur Folge." So entstehen zwei bogenförmige Segmente, die mit der Mitte am Fadenbündel befestigt sind. Diese weichen in Folge weiterer Fadenverkürzung nach den Polen auseinander[2]). Bei Lilium giebt auch Belajeff an, dass die chromatinhaltigen Fäden schon im dichten Knäuelstadium doppelt erscheinen[3]). Sie contrahiren sich und erhalten bei Lilium die Form eines V und durch Annäherung der beiden Schenkel dieser Figur die Gestalt eines dicken Doppelfadens. Bei Fritillaria werden sie V-, Y- oder X-förmig. „Bei Lilium tritt es besonders deutlich hervor, dass die Bündel," nach Anlage der Spindel, „nur in zwei Punkten an den Segmenten be-

1) l. c., p. 432, 433.
2) l. c., p. 435.
3) l. c., p. 437.

festigt sind und dass sie wirklich aus vielen Fäden bestehen." Bei Fritillaria „werden die Bündel an der Stelle, wo die Schenkel der Figur sich vereinigen, befestigt". Die Doppelfäden von Lilium verlaufen radial in der Aequatorialebene und vereinigen sich mit den achromatischen Fadenbündeln an demjenigen Ende, welches der Spindelachse zugewandt ist. „In dem Maasse als sich die Achromatinbündel verkürzen", bilden bei Lilium wie bei Fritillaria „die Chromatinsegmente zwei nach den Polen gerichtete und allmählich sich vergrössernde Vorsprünge". Durch „Spaltung der beiden Schenkel der V-förmigen oder der langen Schenkel der Y- und X-förmigen Figuren" entstehen die Tochtersegmente. Die Spaltung beginnt an der Vereinigungsstelle der Zweige und schreitet gegen die freien Enden derselben fort. Beim Auseinanderweichen beider Tochtersegmente bilden sich rhombische Figuren. In den Fällen, wo das Segment die Form eines Y hatte, ist an der Ansatzstelle der Fadenbündel ein hängender Fortsatz, bei X-förmiger Gestalt des Segmentes zwei solcher Fortsätze zu sehen. Auch durch Spaltung der Segmente von Lilium entsteht ein Rhombus, der aber sehr spitz gegen die Pole ausgehende Winkel hat. Dieser Spaltungsprocess soll gänzlich dem Schema entsprechen, welches Rabl für die thierischen Zellkerne aufgestellt hat. „Dieselbe Spaltungsweise ist", nach Belajeff, „den Kerntheilungsprocessen nicht nur verschiedener Gewebe bei den Samenpflanzen, sondern auch viel niedriger organisirter Formen eigen"[1]). Belajeff wirft die Frage auf, ob sie nicht den Zellkernen aller Pflanzen zukomme. — Auch Farmer giebt für die primären Kerne der Pollenmutterzellen von Lilium an, dass deren Chromosomen in der Kernplatte zwei ausgestreckten, einander dicht berührenden Fingern gleichen[2]). Längs der Spindel richten sich die Enden dieser beiden Finger nach den Polen, so dass sie zusammen eine T-förmige Figur darstellen. Dann spalten sich die beiden Finger in der von Belajeff geschilderten Weise, um je eine V-förmige Figur zu bilden, deren spitzer Winkel polwärts gerichtet ist. Wie wir sehen, brachte die Farmer'sche Untersuchung eine Bestätigung

1) l. c., p. 440.
2) Flora 1895, p. 58.

der Belajeff'schen Angabe. In der That ist dieselbe richtig, was aber aus ihr folgt, ist noch nicht hervorgehoben worden, nämlich eine doppelte Längsspaltung der Segmente. Denn thatsächlich wird ja bei der Bildung des V aus dem fingerförmigen Tochtersegment eine zweite Längsspaltung desselben vollzogen. Nur bleiben die beiden Enkelsegmente an ihrem Ende miteinander verbunden. Die Thatsache, dass in den primären Kernen der Pollenmutterzellen von Lilium eine Längsspaltung des Kernfadens noch vor dessen Quersegmentirung erfolgt, ist aus Guignard's und meinen Angaben so bekannt, dass ich auf dieselben nicht zurückzukommen brauche. Ebenso steht es sicher, dass die beiden Chromosomen stark verkürzt und in den Präparaten fast miteinander verschmolzen, mit einem ihrer Enden der Spindelfaser ansitzen. Dort weichen die Enden der beiden Chromosomen auseinander, um polwärts, in entgegengesetzter Richtung der Spindelfaser zu folgen (Fig. 5, Taf. II). Dann findet eine zweite Längsspaltung der Chromosomen so statt, wie es Belajeff angiebt, indem von jenem Ende, das der Spindelfaser anhaftet, gegen das freie Ende, jedes Chromosom in zwei Längshälften zerlegt wird. Diese Theilungsebene schneidet rechtwinkelig diejenige der ersten Längsspaltung. Dem Rabl'schen Theilungsschema [1]) entspricht nun freilich dieser Vorgang nicht, denn dieses führt uns längsgespaltene, U-förmig gekrümmte Chromosomen vor, die an der Umbiegungsstelle an der Spindelfaser befestigt sind. Eine zweite Spaltung hat hier nicht zu erfolgen. Die beiden Schwestersegmente liegen wie zwei U in der Aequatorialebene einander an, und die beiden U werden beim Auseinanderweichen nur von einander getrennt. Da dieses Auseinanderweichen an der Umbiegungsstelle beginnt, die beiden U mit den freien Enden gegeneinander gestämmt werden, so giebt das denn in der That eben solche Figuren, wie sie beim Auseinanderweichen der beiden durch die zweite Längsspaltung erst erzeugten V entstehen (Fig. 6, Taf. II). Demgemäss gilt auch dieser, in den primären Kernen der Pollenmutterzellen von Lilium festgestellte Vorgang nicht für alle anderen pflanzlichen Kerne, welche sonst allgemein nur eine einzige Längsspaltung ihrer

---

1) Ueber Zelltheilung. Morph. Jahrb., Bd. X, Taf. XII.

Chromosomen erfahren. An der Richtigkeit meiner Angaben über jene Theilungsvorgänge, wie ich sie besonders in den protoplasmatischen Wandbelegen und dem jungen Endosperm von Monokotylen geschildert habe[1]), muss ich auch jetzt festhalten. Bei Fritillaria imperialis, die als besonders lehrreiches Beispiel für diese Art von Theilung gelten kann[1]), werden die Chromosomen, nachdem sie entsprechende Umlagerungen erfahren haben[2]), als hackenförmig umgebogene Segmente zur Kernplatte angeordnet. Ihre Umbiegungsstelle liegt in der Aequatorialebene, ihre längeren Schenkel gegen den einen oder den anderen Pol gerichtet. In der Kernplatte erfahren sie erst eine Längsspaltung[3]). Dann weichen die beiden Längshälften eines jeden Chromosoms nach den entgegengesetzten Polen auseinander. Sie sind mit ihrer Umbiegungsstelle an den Spindelfasern befestigt. Diejenigen primären Spindelfasern innerhalb der secundären Stränge, welche die Tochterchromosomen an die Pole zu befördern haben, ziehen sie, indem sie sich contrahiren, auseinander. Je eine Hälfte gelangt unmittelbar zu dem zugehörigen Pol, die andere muss den Aequator passiren[4]). Diejenige, die unmittelbar zu ihrem Pol gelangt, schreitet mit geradem, diejenige, welche den Aequator passiren muss, mit umgebogenem Ende voran. Die mit geradem Ende fortschreitende, krümmt meist dieses Ende bald um, denn die sich contrahirenden Fasern sind ja an ihrem umgebogenen, dem Aequator zugekehrten Ende befestigt. Doch kann diese Umbiegung des geraden Endes auch unterbleiben und dann dieses bis über den Pol hinaus befördert werden[5]). Für eine solche Erscheinung war früher ein Grund nicht anzugeben, jetzt erklärt sie sich ungezwungen durch die Befestigung dieser Tochterchromosomen an der äquatorialen Umbiegungsstelle. Diejenigen Tochterchromosomen, welche den Aequator passiren, werden an ihrer Umbiegungsstelle gezogen und gelangen mit dieser voran, ohne weitere Umbiegung, nach dem zugehörigen Pol. Sind am Rande einer solchen Kernplatte einzelne Chromosomen in der Aequatorial-

1) Vergl. meine Controversen und Kern- und Zelltheilung.
2) Controversen, Taf. I, Fig. 1—6; Kern- und Zelltheilung, Taf. II, Fig. 2—7.
3) Controversen, Taf. I, Fig. 7—9.
4) Controversen, Taf. I, Fig. 9—11; Kern- und Zelltheilung, Taf. II, Fig. 8.
5) Kern- und Zelltheilung, Taf. II, Fig. 8.

ebene gelagert und fällt ihre Trennungsebene mit dieser zusammen, so erfolgt ihre Trennung ganz nach dem Rabl'schen Schema[1]). Ich habe in meine Abbildungen hier zwei Theilungsfiguren aus dem Wandbeleg des Embryosackes von Leucojum aestivum aufgenommen (Fig. 12 u. 13, Taf. II), die besonders auffällig dadurch sind, dass die zu dem näheren Pole gezogenen Tochterchromosomen meist keine Krümmung an ihrem polaren Ende erfahren. Sie ragen deshalb fast alle schliesslich über den Pol hinaus (Fig. 13), um erst späterhin sich in die Tochterkernanlage einzukrümmen. Beim Auseinanderweichen der Tochtersegmente halten sich jene Stellen, an welchen sie an den sich contrahirenden Spindelfasern befestigt sind, alle in einer Ebene, welche sich demgemäss als solche durch die Umbiegungsstellen markirt (Fig. 12, 13).

In den primären Kernen der Pollenmutterzellen von Fritillaria persica, die ich seiner Zeit untersuchte[2]) und jetzt von Neuem prüfte, liegen die Verhältnisse im Wesentlichen ebenso wie bei Lilium. Die Verschiedenheit im Aussehen der zur Kernplatte angeordneten Chromosomenpaare wird nur durch eine mehr oder weniger weit gehende Trennung und Krümmung der Schwestersegmente eines jeden Paares bedingt.

Schwieriger wäre es, die Vorgänge in den Pollenmutterzellen von Larix zu deuten, wenn dort wirklich die erste Längsspaltung der Chromosomen nicht erfolgen sollte. Belajeff giebt dieselbe nicht an, doch sind die Bilder, welche die an der Kernwandung vertheilten Chromosomen nach Fixirung mit Säuregemischen hier bieten, so unvollkommen, dass sie einen bestimmten Schluss nicht zulassen. Besser schon zeigten sich mir die betreffenden Zustände an Alkoholmaterial fixirt, und ich stehe nicht an zu behaupten, dass auch bei Larix die an der Kernwandung inserirten Chromosomen bereits aus zwei Schwesterhälften bestehen. Diese Thatsache wird ja auch gestützt durch den Vergleich mit den Pollenmutterzellen der Cycadeen, die Guignard eingehend untersucht hat, und in denen er die Längsspaltung des Kernfadens in dem primären Kern genau auf dem gleichen Zustand

1) Controversen, Taf. I, Fig. 10.

2) Vergl. Controversen, Taf. II, Fig. 67—72.

der Prophasen wie bei Lilium feststellen konnte[1]). Auch die weiteren Vorgänge in den Pollenmutterzellen der Cycadeen spielten sich wie bei Lilium ab. Die kreuzförmige Gestalt, welche die zur Kernplatte angeordneten Chromosomen bei Larix zeigen (Fig. 22, 23, Taf. II), ist aber dadurch bedingt, dass hier ihre zweite Längsspaltung sich früher als bei Liliaceen vollzieht. Die beiden kürzeren Arme des Kreuzes, die in der Aequatorialebene liegen, stellen nämlich nicht die beiden freien Enden der Tochterchromosomen vor, sind vielmehr aus je zwei verschmolzenen Schenkeln der Enkelchromosomen gebildet. Das zeigen deutlich solche Kernplatten an, in welchen der zweiten Längsspaltung in einzelnen Elementen eine Verschmelzung, beziehungsweise Verklebung der Enkelchromosomen nicht folgte (Fig. 23). Die beiden kürzeren äquatorialen Arme der kreuzförmigen Kernplattenelemente stellen somit durch den zweiten Spaltungsschnitt von einander getrennte Theile der miteinander verklebten Enkelchromosomen vor. Dieser zweite Spaltungsschnitt führt auch hier, da die Enkelchromosomen an ihren Polenden verbunden bleiben, zur Bildung V-förmiger Elemente, deren Gestalt während des Auseinanderweichens unter allen Umständen zur Geltung kommt. Wie in den Pollenmutterzellen der Liliaceen, so fällt auch hier wieder auf, dass die Empfindlichkeit der Chromosomen des primären Kernes gegen die fixirenden Mittel, zur Zeit wo sich diese verkürzen und zum zweiten Mal spalten, am grössten ist. Mit dem Beginn des Auseinanderweichens nimmt diese Empfindlichkeit ab und demgemäss werden die Bilder übereinstimmender und klarer, die Gliederung der Chromosomen in aufeinander folgende Chromatinscheiben wieder deutlicher.

Der Umstand, dass allem Anschein nach in dem primären Kern der Pollenmutterzellen eine doppelte Längsspaltung der Chromosomen erfolgt, musste die Frage anregen, ob nicht die zweite Längsspaltung hier bereits die Chromosomen für den nächsten Theilungsschritt schaffe. Da wurde mir denn auch gleich gegenwärtig, wie verschieden die Bilder, welche der zweite Theilungsschritt in den Pollenmutterzellen der Liliaceen bietet,

---

1) Observations sur le Pollen des Cycadées. Journ. de Bot., T. III, 1889, p. 232, Taf. V, Fig. 5, 6.

von denjenigen des ersten Theilungsschrittes sind. Für diese Verschiedenheit war bis jetzt keine Erklärung zu geben. Es zeigte sich, dass sie thatsächlich dadurch veranlasst wird, dass beim zweiten Theilungsschritt eine Längsspaltung der Chromosomen nicht mehr erfolgt. Ohne neue Bilder hier hinzuzufügen, kann ich auf die Figuren verweisen, die ich in den Controversen der indirecten Kerntheilung für den zweiten Theilungsschritt in den Pollenmutterzellen von Fritillaria persica entworfen habe[1]). Die Tochterkerne treten in die Prophasen ein, ohne einen Ruhezustand durchgemacht zu haben. Die Windungen des Kernfadens treten auseinander und ordnen sich so an, dass ihre Umbiegungsstellen an den Polen und in der Aequatorialebene zu liegen kommen[2]). An den Polen öffnen sich die Windungen alsbald, während im Aequator die Verbindung an den Umbiegungsstellen erhalten bleibt[3]). Die Kernspindel wird angelegt und die Segmente an der äquatorialen Umbiegungsstelle von den Spindelfasern erfasst. Dann schlagen sich die beiden freien Schenkel jeder Schleife mehr oder weniger nach der Aequatorialebene zurück und bilden dort eine Kernplatte aus, deren Zusammensetzung aus zwölf Schleifen in der Polansicht festzustellen ist[4]). Die beiden Schenkel der Schleifen können sich mehr oder weniger aneinander legen, eine Längsspaltung derselben erfolgt aber nicht. Es besteht jede Schleife vielmehr, wie bestimmt sich annehmen lässt, aus jenen beiden Schenkeln der V-förmigen Figur, die durch die zweite Längsspaltung der Tochterchromosomen in der Kernplatte des Mutterkernes erzeugt wurde. An der Vereinigungsstelle selbst oder nahe derselben sind diese Chromosomenpaare jetzt an den Spindelfasern befestigt. Mit beginnender Contraction jener primären Spindelfasern, welche an die Chromosomen ansetzen, wird die Verbindung zwischen jedem Paar aufgehoben und seine beiden Theile in entgegengesetzter Richtung nach den Polen befördert. Lag die Ansatzstelle an die Spindelfaser an dem Vereinigungspunkt beider Enkelsegmente, so werden dieselben beim Auseinanderweichen

1) Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXIII, Sep.-Abdr. 1884, Taf. II, Fig. 85—95.
2) l. c., Fig. 87.
3) l. c., Fig. 88.
4) l. c., Fig. 88, 89, 91 links.

gleich gerade gezogen. War das Segmentpaar in einiger Entfernung vom Vereinigungspunkt an der Spindelfaser inserirt, so sind die auseinanderweichenden Enkelsegmente an ihrem Polende umgebogen. Solche und andere Biegungen gleichen sich in den Pollenmutterzellen von Fritillaria persica bald aus, so dass die Enkelsegmente in Gestalt gerader Stäbchen den beiden Polen sich nähern[1]). Dass ihnen wirklich diese Form zukommt, kann man in Polansichten leicht feststellen: man zählt alsdann nur zwölf einfache Stäbchen[2]). In den Pollenmutterzellen der Lilium-Arten spielt sich der nämliche Vorgang mit einigen Modificationen ab. — Auch in den Pollenmutterzellen von Larix sind die Bilder, welche die Prophasen des zweiten Theilungsschrittes bieten, von denjenigen beim ersten Theilungsschritt durchaus verschieden, und ich stehe nicht an zu behaupten, dass der zweite Theilungsschritt sich dort nach denselben Principien wie bei den Liliaceen abspielt. In allen diesen Fällen stellen sich beim zweiten Theilungsschritt nicht jene Verquellungen und Verklebungen der Chromosomen ein, die man beim ersten Theilungsschritt beobachtet, was mich in der Vorstellung bestärkt, dass der Chromatinreichthum der Segmente, der doch zur Wiederholung der Längsspaltung drängt, zunächst Ursache der grossen Empfindlichkeit der Chromosomen gegen die Fixirungsmittel ist.

Ob in allen Pollenmutterzellen eine doppelte Längsspaltung der Chromosomen in dem primären Kerne vollzogen wird, ob dieser Vorgang nach der Reduction der Chromosomenzahl auch in den primären Kernen der Embryosackmutterzellen sich einstellen kann, müssen spätere Beobachtungen lehren. Die Uebereinstimmung zwischen Liliaceen und Larix und allem Anschein nach auch den Cycadeen, weist jedenfalls auf eine grosse Verbreitung dieses Vorgangs in den Pollenmutterzellen hin. Auch eine Beobachtung von Farmer[3]) rückt jetzt in ein neues Licht, nämlich die Viertheilung, welche die Chromosomen im primären Kern der Sporenmutterzellen des Lebermooses Pallavicinia er-

---

1) l. c., Fig. 92, 93.

2) l. c., Fig. 92, rechts.

3) On Pallavicinia decipiens. Ann. of Botany, Vol. VIII, 1894, p. 49.

fahren. Dort führt diese Viertheilung sogar zu einer sofortigen Viertheilung des Kernes. Somit dehnt sich der Vorgang einer doppelten Längsspaltung der Chromosomen nach der Reduction der Chromosomenzahl auch auf Sporenmutterzellen aus. Derselbe Vorgang ist auch in den Samen- und Eimutterzellen der Metazoen nachgewiesen [1]), denn die Deutung, dass es sich dort bei der sogenannten Reductionstheilung um eine vorgreifende doppelte Längsspaltung der Chromosomen des primären Kernes, in welchem die Reduction der Chromosomenzahl erfolgte, für zwei Theilungsschritte handelt, darf auf Grund aller dieser Uebereinstimmungen kaum mehr bezweifelt werden [2]).

Dass der Vorgang der Viertheilung der Chromosomen in allen Fällen auf die Reduction der Chromosomenzahl unmittelbar sollte folgen müssen, ist freilich nicht erwiesen. In den Pollenmutterzellen von Orchis mascula sehen die Bilder der Kernplatte in beiden aufeinander folgenden Theilungsschritten beispielsweise so übereinstimmend aus, dass zunächst die Anknüpfungspunkte für die Annahme eines Unterschiedes fehlen. Dass die zweite Längsspaltung der Chromosomen schon vor Einreihung derselben in die Kernplatte des primären Kernes erfolgen kann, zeigt uns Larix europaea, wo die Chromosomen vor Fertigstellung der Spindel schon Kreuzform zeigen. Andererseits ist es denkbar, dass sie erst nach der Trennung der Tochterchromosomen erfolge. So würde die Angabe von Heuser vielleicht zu deuten sein, falls es zutrifft, dass in den Pollenmutterzellen von Tradescantia die Chromosomen eine Längsspaltung nach Anlage der Tochterkerne erfahren [3]), und so auch die Angabe von Flemming, dass in den Spermatocyten von Salamandra, bei der sogenannten heterotypischen Kerntheilung, die Tochterkerne in den „Tochtersternen“ einer Längsspaltung unterliegen. So könnte

1) Vergl. die Literatur in meinem Aufsatz über periodische Reduction der Chromosomenzahl im Entwickelungsgang der Organismen. Biol. Centralbl., Bd. XIV, 1894, p. 835.

2) Vergl. hierzu die Arbeit von August Brauer, Zur Kenntniss der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von Artemia salina. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 43, 1894, p. 162.

3) Beobachtungen über Zellkerntheilung. Bot. Centralbl., Bd. XVII, 1884, p. 155.

denn schliesslich die zweite Längsspaltung bei dem zweiten Theilungsschritt der Kerne erfolgen und an gewohnte Vorgänge der Theilung anschliessen.

Diejenigen Spindelfasern, die nach den Polen nicht eingezogen werden, bilden die Verbindungsfäden. Das Studium derselben war wiederum besonders instructiv an den mit Säuregemischen fixirten und mit Safranin-Gentianaviolett-Orange tingirten Präparaten. Die Verbindungsfäden erscheinen da nämlich zunächst ebenso violett gefärbt, wie sie es als Spindelfasern in der Spindel waren. So stechen sie scharf von dem angrenzenden, braun gefärbten Cytoplasma ab. Die zu dicken Strängen zusammengedrängten Fasern treten wieder auseinander, behalten aber meist nicht unbedeutende Dicke (Fig. 25*a*, Taf. II). Dann trennt sich der ganze Verbindungsfadencomplex von den Tochteranlagen (Fig. 26, Taf. III). Zwischen ihn und die Tochterkerne dringt Cytoplasma ein, das sich braun färbt, während die Verbindungsfäden noch deutlich violett erscheinen. Das dauert meist aber nicht lange und auch ihre Färbung geht durch alle vermittelnden Töne in Braun über. Meist werden sie schon braun gefärbt, wenn die Anlage der Zellplatte sich zeigt (Fig. 28, Taf. III). So geben hier die Farbenreactionen die Mittel an die Hand, den sicheren Uebergang der Verbindungsfäden im Cytoplasma zu verfolgen. Ist unsere Annahme berechtigt, dass die Substanz der Nucleolen zur Bildung der Spindelfasern diente, so würde sie im Endergebniss auch am Aufbau des Fadenwerkes des Cytoplasma sich betheiligen. Interessant war der Vergleich verschiedener Entwickelungszustände, welcher zeigte, wie zwischen die Verbindungsfäden von der Tochterkernseite die Fäden des Cytoplasma eindringen und Anastomosen zwischen denselben herstellen (Fig. 9, Taf. II), wie die Verbindungsfäden selbst ihren geraden Verlauf aufgeben, wie sie körnig werden und schliesslich von den anderen Fäden des Cytoplasma nicht sich unterscheiden lassen. Da die Pollenmutterzellen von Larix eine simultane Viertheilung ausführen, so kommt es häufig nicht bis zur Anlage der Zellplatte zwischen den beiden ersten Tochterkernen und die Verbindungsfäden werden, ohne eine solche erzeugt zu haben, in das Cytoplasma aufgenommen (Fig. 29, Taf. III). Beim Studium der Verbindungsfadencomplexe pflegt die relativ grosse Zahl

extranuclearer Nucleolen in denselben aufzufallen. In Mutterzellen, deren primärer Kern im Spindelstadium sich befindet, ist vielfach von extranuclearen Nucleolen nichts zu bemerken, so in unserer Fig. 23; später werden diese Nucleolen aber stets sichtbar, sind im ganzen Cytoplasma und auch zwischen den Verbindungsfäden vertheilt (Fig. 25*a*, Taf. II). Während neue Nucleolen in den Tochterkernen auftreten, nimmt die Zahl der extranuclearen Nucleolen ab, die zurückgebliebenen werden auch wohl grösser (Fig. 26, Taf. III). Schreiten die Entwickelungsvorgänge bis zur Anlage einer Zellplatte fort, so schwinden die extranuclearen Nucleolen nicht aus dem Verbindungsfadencomplex, ja die Zahl derselben wächst dort noch (Fig. 27, Taf. III). Erst nach Anlage der Zellplatte sieht man sie nicht mehr (Fig. 28). Die Anlage der Zellplatte gelang mir stets nur braun zu färben. — Auch Guignard[1]) fiel es auf, dass in den Sporenmutterzellen von Psilotum zur Zeit der Zellplattenbildung sich häufig zwischen den Verbindungsfäden nucleolusartige Körner einfinden, die zuerst zerstreut, sich weiterhin zu den beiden Seiten der werdenden Zellplatten ansammeln. Diese Thatsachen erinnern an gewisse Beobachtungen, die ich früher in jungen Endospermzellen von Fritillaria imperialis anzustellen Gelegenheit hatte[2]). Da zeigte der Vergleich auf einander folgende Entwickelungszustände das Fortschreiten einer tingirbaren Substanz zwischen den Verbindungsfäden von den Tochterkernen aus gegen die Aequatorialebene. Nach vollendeter Anlage der Zellplatte schien diese Substanz nach den Tochterkernen zurückzukehren. Das erweckte in mir die Vermuthung einer Beziehung der Nucleolarsubstanz zu der Zellplattenbildung, einer Beziehung, die mir durch meine jetzigen Beobachtungen noch weiter gestützt zu werden scheint. Ob die „Centralspindelkörperchen“, die v. Kostanecki[3]) zwischen den Verbindungsfäden embryonaler Säugethierzellen auftreten sah, mit jenen extranuclearen Nucleolen, die sich zwischen den Verbindungsfäden pflanzlicher Zellen ansammeln, irgendwie zu vergleichen seien, mag dahingestellt bleiben. Die Central-

1) Journal de Bot. 1894, p. 249.

2) Ueber Kern- und Zelltheilung, p. 156 ff.

3) Ueber Centralspindelkörperchen. Anat. Hefte von Merkel und Bonnet, 1892, p. 4.

spindelkörperchen rücken nach v. Kostanecki gegen den Aequator vor, um dort eine Reihe von kleinen, dunklen, dicht aneinander liegenden Körperchen zu bilden. Mit fortschreitender Zellleibeinschnürung weichen die Centralspindelkörperchen wieder auseinander, um sich polwärts zu begeben. Ein Theil aber wird in den eingeschnürten Verbindungsfäden zusammengedrängt. Dort verschmilzt er zu dem oft nur einzigen „Zwischenkörper", der schliesslich in zwei Theile durchtrennt wird[1]).

Dass Verbindungsfäden, die den Spindelfasern entstammen, in das Cytoplasma übergehen, kann demnach einem Zweifel nicht unterliegen. Andererseits haben wir extranucleare Spindelfaserbildung aus dem umgebenden Cytoplasma in den Wandbelegen monokotyler Embryosäcke und in den Pollenmutterzellen von Larix feststellen können. Während die den Spindelfasern entstammenden Verbindungsfäden in das Cytoplasma übergehen, werden sie grobkörnig wie andere Cytoplasmafäden und ändern ihre Farbenreaction dem Safranin-Gentianaviolett-Orange-Gemisch gegenüber. Andererseits verlieren die Cytoplasmafäden ihre grobe Körnelung, wenn sie sich in extranucleare Spindelfasern verwandeln und in den Pollenmutterzellen von Larix wurde auch constatirt, dass sie sich alsdann wie die intranuclearen Spindelfasern färben. Aus diesen neuen Erfahrungen dürfte folgen, dass eine scharfe Grenze zwischen Kinoplasma und Trophoplasma nicht zu ziehen sei. Immerhin empfiehlt es sich, diese Bezeichnungen für jene beiden, durch ein bestimmtes Verhalten charakterisirten Zustände des Cytoplasma beizubehalten. Das Kinoplasma wird, allem Anschein nach, im Innern der Kerne erzeugt, um dem Cytoplasma dann überwiesen zu werden und in Trophoplasma überzugehen. Unter Umständen mag das Kinoplasma als solches im Cytoplasma fortbestehen. So soll, nach F. Hermann[2]), „Archoplasma" in den Spermatocyten des Salamanders neben dem Kern angesammelt sein und das Centrosom in sich einschliessen. Zur Zeit, wo der Kern in das Knäuelstadium tritt, theilt sich dieses Centrosom. Die Chromosomen des Kernes ziehen sich nach der dem Archo-

1) Ueber die Schicksale der Centralspindel. Ebenda, 1892, p. 255 u. 256.

2) Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 37, p. 569.

plasma entgegengesetzten Seite der Kernhöhle, in welcher ein achromatisches Kerngerüst sichtbar wird, dessen Fasern nach dem Archoplasma hin centrirt sind. Hierauf schwindet die Kernwandung. Die beiden Centrosomen rücken auseinander, durch eine lichte Brücke verbunden, die sich alsbald in kleine Spindel verwandelt. Sie liegen im Archoplasma. Die Spindel nimmt an Grösse zu, während die Centrosomen weiter auseinander rücken. Dann treten von den Centrosomen ausgehende Fasern auf, die gegen die Chromosomen gerichtet sind. An jedes Chromosom setzt eine grössere Zahl solcher Fasern an. Aus den achromatischen Kernfasern, die gegen das Archoplasma gerichtet waren, gehen nach Hermann diese an die Chromosomen ansetzenden Fasern nicht hervor. Ob die Kernfasern bei der Bildung der Kernspindel hier Verwendung finden, bleibt überhaupt unentschieden. Die an die Chromosomen ansetzenden Fasern contrahiren sich weiterhin und ziehen sie nach der sich vergrössernden Kernspindel. Um letztere werden sie regelmässig vertheilt. Die Theilungsfigur besteht jetzt aus der Centralspindel, deren Fasern continuirlich von Pol zu Pol laufen, und einem Mantel aus jenen Fasern, an welchem die Centrosomen befestigt sind. Durch Contraction der Mantelfasern gelangen die Tochterchromosomen längs der Centralspindel nach den Polen; die Fibrillen der Centralspindel verbleiben als Verbindungsfasern zwischen den beiden Tochterkernanlagen. — „Die Genese der Spindel aus dem Zellleib" ist in diesem Falle, schreibt Hermann[1]), „direct beobachtet und bewiesen, während die Mitbetheiligung der achromatischen Kernsubstanz nur als eine Möglichkeit nicht abgewiesen werden konnte." — Die Nucleolen dieser Spermatocytenkerne sind, wie Flemming angiebt[2]), sehr klein und können erst durch Mittel, welche die dicken Chromatinstränge zum Erblassen bringen, gut sichtbar gemacht werden. Daher wohl, möchte ich annehmen, die Bildung der Spindel extranuclear erfolgt. Es könnten aber, so liesse sich weiter vermuthen, die Mantelfasern mit Hilfe von Nucleolarsubstanz ge-

---

1) l. c., p. 578.

2) Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 29, p. 403.

bildet worden sein und dem achromatischen Kerngerüst, das Hermann beschreibt, jener Ursprung zukommen. — Möglicher Weise ist neu erzeugtes Kinoplasma besonders contractil. Trifft letztere Vorstellung zu, so würde sie auch noch weiteres Licht verbreiten über jene Beziehungen zwischen den Kernen und der Cilienbildung bei Schwärmsporen und Spermatozoiden, auf welche ich in einer früheren Arbeit hingewiesen habe[1]). Bei Oedogonium, Vaucheria und in anderen Fällen[2]) wandert der Kern nach dem Orte hin, an welchem die Cilien angelegt werden sollen, und es ist denkbar, dass er dort Nucleolarsubstanz für die Cilienbildung abgiebt. Bei pflanzlichen Spermatozoiden entsteht der vordere kinoplasmatische Abschnitt, der die Cilien trägt, in unmittelbarem Contact mit dem Zellkern[3]). Die Cilien werden in bestimmten Fällen später wieder eingezogen[4]), was einen weiteren Vergleichungspunkt und eine wichtige Uebereinstimmung im Verhalten mit den die Chromosomen nach den Polen befördernden Spindelfasern abgeben würde.

Zu denjenigen Fällen, wo das Kinoplasma als solches im Cytoplasma aufbewahrt bleibt, könnten auch die von v. Kostanecki[5]) geschilderten gehören, in welchen die Verbindungsfäden nach erfolgter Durchschnürung auf die entsprechenden Kerne eingezogen werden. Das soll bei thierischen Zellen der verschiedensten Gewebeart geschehen. Die Substanz der Verbindungsfäden sammelt sich alsdann an dem Polfeld der Kerne. Für Lymphzellen treffen freilich, wie Martin Heidenhain neuerdings zeigt[6]), diese Angaben nicht zu, doch bemerkt Heidenhain, verschiedene Objecte könnten sich wohl in dieser Beziehung verschieden verhalten. — Besonders individualisirt würden die Kinoplasmamassen dort sein, wo sie als Nebenkerne

---

1) Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung. Histol. Beitr., Heft IV, 1892, p. 48.

2) l. c., p. 62 ff.

3) l. c., p. 107 ff.; dort auch die Literatur.

4) Vergl. die Zusammenstellung der Literatur über diesen Gegenstand bei Alfred Fischer, Ueber die Geisseln einiger Flagellaten. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXVI, 1894, p. 205.

5) Ueber die Schicksale der Centralspindelkörperchen, l. c., p. 251.

6) Neue Untersuchungen über die Centralkörper, l. c., p. 528.

den Kern begleiten. Diese Nebenkerne bei Spermatocyten betheiligen sich nach v. La Valette St. George an den Kerntheilungsvorgängen aller Wahrscheinlichkeit nach in der Art, dass sie in die Bildung der Spindelfasern eintreten, um aus einem Rest derselben, beziehungsweise der Verbindungsfasern, wieder erzeugt zu werden. — Bei Diatomeen fand Lauterborn[1]) neben dem Kern nicht nur ein Centrosom, sondern bei beginnender Karyokinese auch noch ein anderes Gebilde, aus dem die Centralspindel hervorgeht. Der Kern führt zahlreiche Nucleolen, welche blasser werden und schwinden. Die Anlage der Centralspindel nimmt an Grösse zu, wird streifig und rückt in den Kernraum hinein, in welchem die Chromosomen bereits gesondert sind. Dort wächst sie bald zu ihrer definitiven Grösse heran. Sie erscheint garbenförmig. Dann sammeln sich die Chromosomen an dieser Spindel zu einem äquatorialen Ringe und weiterhin folgt ihr Auseinanderweichen nach den beiden Polen. Indem sich dann das Loch in den beiden Chromosomenringen verengt, werden die terminalen Theile der Spindel von dem äquatorialen Theile abgeschnürt. Aus den abgeschnürten Polen geht, nach Lauterborn, je ein Centrosom hervor[2]), doch handelt es sich wohl nicht dabei um ein einfaches Centrosom, sondern um dieses und die kinoplasmatische Substanz der künftigen Centralspindelanlage.

Vielfach nimmt in Pflanzenzellen die Masse der Verbindungsfäden zwischen den Tochterkernen so bedeutend zu, dass eine Betheiligung von eingedrungenem Cytoplasma an deren Bildung angenommen werden muss. Ebenso schaltet ja das Cytoplasma ganze Verbindungsfadencomplexe zwischen die Kerne ein, wenn es gilt einen simultanen Vielzellbildungsvorgang zu vollziehen (Fig. 16, Taf. II). Wenn in den Pollenmutterzellen von Larix die violette Färbung der nuclearen Verbindungsfäden des zweiten Theilungsschrittes in Braun übergegangen ist, sind dieselben von den Fäden der eingeschalteten Verbindungsfadencomplexe (Fig. 30) nicht mehr zu unterscheiden.

---

1) Ueber Bau und Kerntheilung der Diatomeen. Verh. des Naturh. Med. Ver. zu Heidelberg, N. F., Bd. V, Heft 2, 1893.

2) Sep.-Abdr., p. 18.

Ob die zwischen den Verbindungsfäden sich besonders sammelnde Nucleolarsubstanz zum Wachsthum und zur Vermehrung der Verbindungsfäden als solcher auch verwandt wird, mag dahingestellt bleiben. Ebensowenig lässt sich sagen, ob die Nucleolarsubstanz, die sich im Fadenwerk des Cytoplasmas vertheilt, irgendwie zu dessen Ernährung beiträgt. Da könnte auch das Gegentheil stattfinden und die Grössenzunahme, welche die im Cytoplasma zur Zeit der Anaphase noch vorhandenen Nucleolen so häufig zeigen, die Folge einer Vermehrung ihrer Substanz sein. Es lässt sich weiter die Frage aufwerfen, ob Nucleolarsubstanz in den wachsenden Tochteranlagen nicht auch zur Bildung von Linin verwandt wird. Stimmt doch auch das Liningerüst des Kernes in seiner Reaction mit den Nucleolen nicht wenig überein[1]). Doch will ich hier auf diese Möglichkeiten nur hinweisen, ohne sie weiter zu erörtern. Ist sie begründet, so würde vielleicht auch die so oft behauptete Beziehung der Spindelanlage zu dem Liningerüst des Kernes in das richtige Verhältniss rücken: beide würden ja ihre Substanz aus den Nucleolen schöpfen.

Die zarten Mikrotomschnitte, besonders diejenigen durch die mit Säuregemischen fixirten Pollenmutterzellen von Larix, waren noch in einer weiteren Beziehung sehr lehrreich. Sie zeigten auf das Unzweifelhafteste, dass das Cytoplasma jener Zellen von verschlungenen Fäden aufgebaut wird. Die Bilder sind so klar, dass sie ohne Weiteres als Demonstrationsobjecte sich benutzen lassen. Die Fig. 17*a*, Taf. II und Fig. 29, Taf. III geben möglichst naturgetreu diesen fibrillären Bau wieder. Jeder Faden wurde einzeln, so weit thunlich, in seinem Verlauf verfolgt. — Auf die Controversen über den Aufbau des Protoplasmas will ich im Uebrigen nicht eingehen und verweise auf die Literaturübersicht in Flemming's letztem Bericht über die Zelle[2]). Ich betone nur, dass ich für den hier vorliegenden Fall auf das Bestimmteste für einen fibrillären Bau des Cytoplasma eintreten muss und mich so auf die Seite von Flemming stelle. Dass dem Cytoplasma von

---

1) E. Zacharias, Ueber die chemische Beschaffenheit von Cytoplasma und Zellkern. Ber. d. deutsch. bot. Gesell., 1893, p. 297.

2) Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte von Merkel und und Bonnet, Bd. III, 1893, p. 42 ff.

Sphacelaria und demjenigen anderer Algen Wabenbau zukommt, ist ebenso sicher. Nach ihrem Einschlusse und ihrem sonstigen Verhalten können die Fäden in dem cytoplasmatischen Fadenwerk der Pollenmutterzellen von Larix nur mit den Wänden der Waben in Sphacelaria-Zellen verglichen werden. Dass dem Kerngerüst Fadenbau zukommt, ist lange schon sicher, und seit längerer Zeit musste man ja auch bereits den Spindelfasern und Verbindungsfäden Fadenstructur zuerkennen.

In dem diesjährigen Märzhefte der Annals of Botany veröffentlicht Valentin Haecker einen Aufsatz[1]), in welchem er darauf hinweist, dass seit dem Jahre 1892, wo meine Arbeit „Ueber Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung" erschien, zoologische Thatsachen gefördert worden seien, welche die Reductionstheilungen stützen. Diese Thatsachen hätte ich nicht in meinem Aufsatz über periodische Reduction der Chromosomenzahl in den Annals of Botany und dem Biologischen Centralblatte berücksichtigt. In Wirklichkeit hatte mich beim Niederschreiben meines Aufsatzes aber nur beeinflussen können J. Rückert's Veröffentlichung in dem III. Bande der „Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte"[2]), die in den Buchhandel erst nach dem Drucke auch meines zweiten Aufsatzes in dem Biologischen Centralblatte gelangte. J. Rückert[3]) giebt da eine ungleichwerthige Chromosomentheilung bei der Eireifung von Cyclops strenuus mit so eingehender Beweisführung an, dass ich die von ihm behaupteten Thatsachen nicht hätte zurückweisen können. Mit Haecker's Schilderung der Reductionstheilung bei demselben Objecte stimmt aber die J. Rückert'sche nur in der Angabe einer „Reductionstheilung", nicht in den beobachteten Thatsachen, auf

1) The Reduction of the Chromosomes in the Sexual Cells as described by Botanists: A reply to Professor Strasburger,. Vol. IX, No. XXXIII, March 1895, p. 95.

2) Herausg. von Merkel und Bonnet, 1894. VI. Die Chromosomenreduction bei der Reifung der Sexualzellen.

3) l. c., p. 544. Da auch die zugehörige Literatur.

welche sich dieselbe stützt, überein[1]). Rückert findet, dass sich bei der Eireifung von Cyclops strenuus und derjenigen einiger anderen Copepoden, die durch frühzeitige Längsspaltung entstandenen Doppelfäden des Keimbläschens zu Doppelstäbchen verkürzen und diese hierauf noch vor Einreihung in die Aequatorialplatte eine Quergliederung erfahren. In diesem Falle würden die bekannten „Vierergruppen" der Chromosomen somit nicht durch zweimalige Längsspaltung, vielmehr durch eine Längsspaltung und eine Quertheilung entstehen. Bei dem Theilungsschritt, der zur Bildung des ersten Richtungskörpers führt, werden nun die Chromosomenpaare entsprechend der ersten Längsspaltung auf die beiden Tochterkerne vertheilt, bei dem zweiten Theilungsschritt, der zur Bildung des zweiten Richtungskörpers führt, soll hingegen die Trennung der Chromosomen entsprechend ihrer Quertheilung erfolgen. Somit würde nur der erste Theilungsschritt gleiche Theilproducte liefern, demgemäss eine „Aequationstheilung" sein, der zweite ungleichwerthige Producte ergeben, daher eine inäquale Theilung zur Folge haben und in gewissem Sinne sich unter den Begriff einer „Reductionstheilung" bringen lassen.

Bei Ascaris megalocephala, daran lässt sich wohl nach den zahlreichen Untersuchungen, besonders den letzten von August Brauer[2]), nicht mehr zweifeln, verdanken die „Vierergruppen" einer zweimaligen Längsspaltung ihre Entstehung. Die Bildung der Sexualzellen wird durch zwei „Aequationstheilungen" vollzogen. Somit würden jetzt zwei Modi der Theilungsvorgänge bei der Reifung der Geschlechtsproducte Anspruch auf Berechtigung im Thierreich machen. Dass die beiden aufeinander folgenden, durch eine Lininbrücke verbundenen Stücke der Tochterchromosomen bei Cyclops auf die Enkelkerne wirklich vertheilt werden, stützt Rückert in dem III. Bande der „Ergebnisse" durch eine Abbildung[3]), nicht so in der ausführlichen Arbeit, die erst später erschien[4]). In letzterer heisst es nur: „Verhalten sich die Vierer-

1) l. c., p. 545.

2) Zur Kenntniss der Spermatogenese von Ascaris melagocephala. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 42, p. 153.

3) l. c., p. 547, Fig. 7.

4) Zur Eireifung der Copepoden. Anat. Hefte, herausg. von Merkel und Bonnet, I. Abth., Heft XII, 1894.

gruppen hier nicht anders als bei allen übrigen Thieren, bei welchen solche bis jetzt gefunden wurden, dann werden in der zweiten Richtungsspindel die Querstücke von einander geschieden werden, d. h., es wird die zweite Richtungstheilung einer Reductionstheilung im Sinne Weismann's sein"[1]).

Haecker vermuthete mit Recht, es könne das ungewohnte Aussehen der Kernfiguren in den beiden aufeinander folgenden Theilungsschritten der Pollen- und Embryosackmutterzellen einen noch unbekannten Vorgang verbergen[2]). Diesen Vorgang habe ich im Vorausgehenden klarzulegen gesucht. Die Untersuchung führte aber nicht zu Ergebnissen, welche die Annahme von „Reductionstheilungen" stützen. Das Eigenartige der untersuchten Theilungsvorgänge lag vielmehr in der Beschleunigung, welche die zweite Längsspaltung der Chromosomen erfährt. Diese erfolgt bereits während der Theilung des Mutterkernes, so dass bei der Theilung der Tochterkerne die schon erzeugten Längshälften sich nur zu trennen brauchen. Da die beiden Längshälften eines jeden Tochtersegments an einem ihrer Enden zunächst verbunden bleiben, im Uebrigen aber auseinander weichen, so gewinnt ihre Trennung in den Tochterkernen das Bild einer Quertheilung. Dabei kann ich nicht umhin, auf die grosse Aehnlichkeit hinzuweisen, welche die Vorgänge in den Kernen der Eimutterzellen von Cyclops und der Pollenkörner zunächst zeigen. Besonders auffällig ist die Uebereinstimmung im Verhalten der in der Peripherie des Mutterkernes vertheilten längsgespaltenen Chromosomen. Diese Chromosomen werden auch übereinstimmend in die Kernplatte eingeordnet, dann aber erfahren sie bei den pflanzlichen Objecten eine zweite Längsspaltung, während bei Cyclops, laut Angaben, eine Quertheilung erfolgt, welche jener zweiten Längsspaltung entsprechen soll.

Mag sich die Sache bei den Copepoden übrigens verhalten wie sie wolle, das ändert nichts an der Thatsache, dass die Zahlenreduction der Chromosomen sich im Pflanzenreich bei den Bryophyten, Pteridophyten und Phanerogamen zu Beginn der geschlechtlichen Generation vollzieht und mit der Befruchtung

---

1) l. c., p. 310.
2) l. c., p. 99.

in keinem Zusammenhang steht. Bei den Laubmoosen, die ich als besonders auffälliges Beispiel hervorhebe, ist der Reductionsvorgang der Chromosomenzahl, der in der Sporenmutterzelle vor sich geht, durch die ganze cormophyt gegliederte Pflanze, somit durch unzählige Zellgenerationen, von der Anlage der Geschlechtsorgane und somit auch der Befruchtung getrennt. Es müssten sehr complicirte Hilfshypothesen somit hier aufgebaut werden, um eine Beziehung der Theilungsvorgänge der Chromosomen in den Sporenmutterzellen mit dem Befruchtungsvorgang zu ermöglichen. Daher auch die Haecker'schen Bemerkungen in den Annals of Botany zu meinen Reductionsaufsätzen, die Deutung, die ich dem Reductionsvorgang gab, nicht beeinflussen können.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel II.*

Fig. 1—3. Fritillaria persica. Nach Alkohol-Safranin-Präparaten.

Fig. 1—3. Primäre Kerne der Pollenmutterzellen mit einseitig verdrängtem Inhalt. Vergr. 750.

Fig. 4—9. Lilium und Fritillaria. Vergr. 750.

Fig. 4. Primärer Mutterkern der Pollenmutterzelle von Lilium candidum zu Beginn der Spindelanlage. Platinchloridosmiumessigsäure-Präparat.

Fig. 5 u. 6. Spindelstadium und Beginn des Auseinanderweichens der Tochterchromosomen. Primäre Kerne der Pollenmutterzellen von Lilium bulbiferum. Alkohol-Präparat.

Fig. 7 u. 8. Nachfolgende Stadien des Auseinanderweichens. Primärer Kern von Lilium candidum. Platinchloridosmiumessigsäure-Präparate.

Fig. 9. Entsprechender Zustand von Fritillaria persica. Alkohol-Präparat.

Fig. 10 u. 11. Iris sibirica. Alkohol-Safranin-Präparat.

Fig. 10 u. 11. Spindel und Auseinanderweichen der Tochterchromosomen, aus dem protoplasmatischen Wandbeleg des Embryosackes. Vergr. 750.

Fig. 12 u. 13. Leucojum aestivum. Alkohol-Safranin-Präparat.

Fig. 12 u. 13. Stadium des Auseinanderweichens der Tochterchromosomen, aus dem protoplasmatischen Wandbeleg des Embryosackes. Vergr. 750.

Fig. 14—16. Orchis mascula. Alkohol-Präparate. Vergr. 1500.

Fig. 14 u. 15. Spindel und Auseinanderweichen der Tochterchromosomen. Primärer Kern der Pollenmutterzellen.

Fig. 16. Pollenmutterzelle nach der zweiten Theilung des Kernes, im Augenblick der Einschaltung secundärer Verbindungsfadencomplexe.

Fig. 17—30. Larix europaea. Chromosmiumessigsäure-Präparate nach Safranin-Gentianaviolett-Orange-Färbung. Vergr. 750.

Fig. 17*a* u. 17*b*. Derselbe primäre Kern der Pollenmutterzelle und zwar 17*a* beim medianen Durchschnitt, 17*b* excentrisch durchschnitten; zu Beginn der Spindelanlage. Fadenstructur des Cytoplasma.

Fig. 18—23. Aufeinander folgende Stadien der Spindelbildung bis zur Fertigstellung der Spindel..

Fig. 24 u. 25. Stadien des Auseinanderweichens der Tochterchromosomen. In Fig. 25*b* die Centrosphären sichtbar.

Tafel III.

Fig. 26 u. 27. Tochterkernanlage und Verbindungsfäden.

Fig. 28. Mit Zellplatte.

Fig. 29. Uebergang der Verbindungsfäden zum Cytoplasma.

Fig. 30. Simultane Viertheilung.

Fig. 31—39. Pellia epiphylla. Alkohol-Präparate. Theilung der Kerne in den Sporen. Vergr. 750.

Fig. 31. Prophase mit einander gegenüberliegenden Centrosphären, gewöhnliches Verhalten.

Fig. 32. Eine Centrosphäre in Polansicht.

Fig. 33. Prophase mit seitlich gelegenen Centrosphären.

Fig. 34. Dreipolige Anlage.

Fig. 35. Spindel wenig gestreckt, mit Strahlung.

Fig. 36. Gestreckte Spindel ohne Strahlung, gewöhnliches Verhalten.

Fig. 37. Auseinanderweichen der Tochterchromosomen.

Fig. 38. Ende des Auseinanderweichens; Wiederauftritt der Strahlung. Anlage der Zellplatte.

Fig. 39. Junge Tochterkerne. Bildung der Scheidewand.



Inhalt

des vorliegenden 1. Heftes, Band XXVIII.

Seite



Ueber Election organischer Nährstoffe.

Von

W. Pfeffer.

Werden zwei Verbindungen des Kohlenstoffs oder eines anderen Elementes, von denen eine jede eine zureichende Nahrung ist, gleichzeitig dargeboten, so drängt sich stets die Frage auf, ob nunmehr die beiden substituirbaren Körper in den Stoffwechsel gerissen werden, oder ob und inwieweit der eine den anderen vor der Verarbeitung zu schützen vermag. Die gegenseitige Beeinflussung ist aber für die regulatorische Lenkung des Stoffwechsels von höchster Bedeutung und, um nur ein Beispiel zu nennen, erinnere ich daran, dass durch Herbeiführung von Nahrungsmangel ein Reservestoff zur Mobilisirung und Verarbeitung gebracht werden kann, der bei normaler Ernährung intact geblieben wäre.

Da man aber die höheren Pflanzen nicht so leicht durch Zuführung organischer Körper ernähren kann, so eignen sich Pilze weit besser zur Entscheidung gewisser fundamentaler Fragen. Und wenn natürlich in jedem Falle den specifischen Eigenschaften und besonderen Umständen Rechnung zu tragen ist, so können doch die unter einfacheren Verhältnissen gewonnenen Erfahrungen als ein Leitstern bei weiterem Vordringen dienen.

Aus dem Gedeihen eines Pilzes mit verschiedenen organischen Körpern geht auch hervor, dass für eine Kohlenstoffverbindung eine andere erfolgreich substituirt werden kann. Ferner ist den bereits vorliegenden Erfahrungen zu entnehmen, dass Pilze aus einem Gemisch organischer Nährstoffe eine Auswahl treffen können. Einem näheren Studium sind indess diese und anschliessende Fragen noch nicht unterworfen, und selbst in Bezug auf die

überaus wichtige Entdeckung Pasteur's, dass Pilze die Traubensäure in die stereoisomeren Componenten spalten, ist z. B. noch unbekannt, in welchen Grenzen die Links-Weinsäure durch die Rechts-Weinsäure gedeckt wird, und inwieweit die Links-Säure ein zureichender Nährstoff ist.

Bei der Tragweite und der Wichtigkeit des Themas war es mir darum zu thun, eine gewisse Orientirung über den auswählenden Stoffwechsel zu gewinnen. Ich liess deshalb durch meinen Assistenten, Herrn Dr. Hegler, entsprechende Versuche ausführen, denen sich späterhin noch einige auf Essigsäure bezügliche Experimente von Herrn Dr. Kunath anreihten. Wenn nun durch mehr als 500 Einzelversuche, welche durch die analytische Aufarbeitung theilweise recht zeitraubend waren, ein zufriedenstellender Abschluss des unerschöpflichen Themas noch nicht erreicht ist, so dürfte doch die Mittheilung eines Theiles der Ergebnisse gerechtfertigt sein, da zu hoffen ist, dass eine zusammenfassende Betrachtung den Anstoss zu weiteren Studien geben wird.

Nach Mittheilung und Interpretirung unserer Versuche werden wir, unter Benutzung der anderweitigen Erfahrungen, zu einer allgemeinen Erörterung der einschlägigen Fragen übergehen. Ein für allemal sei aber hervorgehoben, dass es sich um eine physiologische Studie handelt und dass deshalb sachgemäss die chemischen Umsetzungen nicht ihrer selbst halber, sondern nur in Bezug auf ihre Bedeutung im Dienste des Organismus, also nicht vom Standpunkt des Chemikers, sondern vom Standpunkt des Physiologen in Betracht zu ziehen sind.

I. Versuche mit Pilzen.

A. Tabellarische Uebersicht.

In unseren Versuchen kamen folgende Combinationen von Kohlenstoffverbindungen in Anwendung: Dextrose + Glycerin; Pepton + Glycerin; Dextrose + Essigsäure; Dextrose + Milchsäure; Rechts- + Links-Weinsäure (Traubensäure). Als Versuchsobjecte dienten zumeist Aspergillus niger und Penicillium glaucum, zwei Pilze, die mit sehr verschiedenen organischen

Körpern ernährbar, übrigens in ernährungsphysiologischer Hinsicht verwandt sind. In den Experimenten mit Traubensäure (und in den hier nicht näher berücksichtigten mit Mandelsäure) wurden auch andere Organismen, darunter Bakterien und Hefen benutzt. Bei dieser Ernährung trat indess keine auffällige Gährung ein und ein für allemal sei bemerkt, dass stets bei vollem Sauerstoffzutritt operirt, Election bei anaërobem Leben also nicht studirt wurde.

Stets wurden Reinkulturen verwandt, die in Kochflaschen im Dunkeln, entweder bei Zimmertemperatur (16—23° C.), oder bei constanter höherer Temperatur zur Entwickelung kamen. In den vergleichenden Versuchen war für völlige Uebereinstimmung aller Bedingungen Sorge getragen.

Die zugegebenen anorganischen Salze sind unter den Tabellen I bis V verzeichnet und für Weinsäure in Capitel V mitgetheilt. Calcium fehlte demgemäss, ausser in den Versuchen mit Essigsäure und Milchsäure, die als Calciumsalze geboten wurden. Abgesehen von diesen Kulturen und den Versuchen mit Bakterien wurde, wenn nöthig, durch Zugabe von Phosphorsäure für saure Reaction gesorgt.

In welcher Weise der nicht verzehrte Theil und damit der Consum der Nährstoffe ermittelt wurde, ist aus Capitel V zu ersehen. Wieviel von der verschwundenen Substanz für den Aufbau, für Verathmung oder für Secrete Verwendung fand, sollte nicht ermittelt werden und hierüber giebt auch die Erntemasse keinen genügenden Aufschluss. Auf die Stoffwechselproducte wurde keine Rücksicht genommen, und es mag hier nur beiläufig bemerkt sein, dass in einem Theil der Schimmelpilzkulturen merkliche Mengen von Oxalsäure entstanden waren[1]).

In den Tabellen I—V steht in der ersten Verticalreihe die Nummer des Versuchs, in der zweiten die Menge der Nährlösung in Kubikcentimetern, in der dritten die Versuchsdauer. In Columne IV und V ist unter a angegeben wieviel 100 ccm von dem in der Ueberschrift genannten Stoff enthielten und unter b wieviel von diesem Stoffe während der Versuchszeit verschwand. In der Klammer daneben ist der procentische Verbrauch, in

1) Vergl. Wehmer, Botan. Zeitung 1891, p. 233.

Tabelle I. Dextrose + Glycerin.

Aspergillus niger.

I	II	III	IV		V		VI		VII
No.	ccm	Tage	Dextrose in 100 ccm		Glycerin in 100 ccm		Glycerin : Dextrose		Ernte pro 100 ccm
			Geboten a	Verbraucht b	Geboten a	Verbraucht b	Geboten a	Verbraucht b	
1	200	25	4 g	1,619 g (40,47 %)	1,647 g	0,108 g (6,56 %)	1 : 2,43	1 : 14,99	0,859 g
2	200	25	4 „	1,664 „ (41,60 „)	1,647 „	0,223 „ (13,54 „)	1 : 2,43	1 : 7,46	0,812 „
3	200	20	6 „	2,67 „ (44,50 „)	1,836 „	0,087 „ (4,74 „)	1 : 3,27	1 : 30,69	1,567 „
4	200	20	6 „	3,37 „ (56,17 „)	0,918 „	0,066 „ (7,19 „)	1 : 6,54	1 : 51,06	1,033 „
5	200	20	8 „	3,87 „ (48,37 „)	0,918 „	0,000 „ (0 „)	1 : 8,71	1 : ∞	1,805 „
6	200	25	1 „	1 „ (100 „)	8,262 „	7,103 „ (85,97 „)	1 : 0,12	1 : 0,15	0,535 „
7	200	25	2 „	2 „ (100 „)	7,344 „	4,260 „ (58,01 „)	1 : 0,27	1 : 0,47	1,39 „
8	200	26	3 „	2,565 „ (85,5 „)	6,426 „	1,310 „ (20,38 „)	1 : 0,47	1 : 1,96	1,41 „
9	200	26	4 „	1,34 „ (33,5 „)	5,508 „	1,331 „ (24,16 „)	1 : 0,73	1 : 1,01	0,885 „
				Penicillium glaucum.					
10	200	25	4 g	3,194 g (79,85 %)	1,647 g	0,493 g (29,93 %)	1 : 2,43	1 : 6,48	1,434 g
11	200	25	4 „	2,277 „ (56,92 „)	1,647 „	0,524 „ (31,82 „)	1 : 2,43	1 : 4,34	0,874 „
12	200	20	6 „	5,254 „ (87,57 „)	1,836 „	0,749 „ (40,79 „)	1 : 3,27	1 : 7,01	2,147 „
13	200	20	6 „	5,023 „ (83,71 „)	0,918 „	0,287 „ (31,26 „)	1 : 6,54	1 : 17,50	1,722 „
14	200	20	8 „	7,290 „ (91,12 „)	0,918 „	0,378 „ (41,18 „)	1 : 8,71	1 : 19,29	2,480 „
15	200	18	1 „	0,594 „ (59,4 „)	8,262 „	3,686 „ (44,61 „)	1 : 0,12	1 : 0,16	1,003 „
16	200	18	2 „	1,315 „ (65,75 „)	7,344 „	3,629 „ (49,41 „)	1 : 0,27	1 : 0,36	1,857 „
17	200	18	3 „	1,87 „ (62,33 „)	6,426 „	3,338 „ (51,94 „)	1 : 0,47	1 : 0,56	1,576 „

Zimmertemperatur. — 100 ccm der Lösung enthielten 1 g NH_4NO_3; 0,5 g KH_2PO_4; 0,25 g $MgSO_4$.

Tabelle II. Pepton + Glycerin.

Aspergillus niger.

I	II	III	IV		V		VI		VII
			Pepton in 100 ccm		Glycerin in 100 ccm		Glycerin : Pepton		
No.	ccm	Tage	Geboten a	Verbraucht b	Geboten a	Verbraucht b	Geboten a	Verbraucht b	Ernte pro 100 ccm
18	110	10	2,272 g	—	0,784 g	0,050 g (6,38 %)	—	—	0,873 g
19	110	10	2,272 „	—	0,784 „	0,000 „ (0 „)	—	—	0,833 „
20	110	10	4,544 „	—	1,033 „	0,000 „ (0 „)	—	—	1,467 „
Penicillium glaucum.									
21	110	10	2,272 g	1,482 g (65,28 %)	1,033 g	0,123 g (11,91 %)	1 : 2,20	1 : 12,13	0,768 g
22	110	10	4,544 „	2,715 „ (59,75 „)	1,033 „	0,013 „ (1,26 „)	1 : 4,40	1 : 208,85	1,364 „

Zimmertemperatur. — In 100 ccm waren enthalten ausserdem: 0,2 g KH_2PO_4; 0,066 g $CaCl_2$.

Tabelle III. Pepton + Dextrose.

Aspergillus niger.

I	II	III	IV		V	
			Pepton in 100 ccm		Dextrose in 100 ccm	
No.	ccm	Tage	Geboten a	Verbraucht b	Geboten a	Verbraucht b
23	100	11	2,272 g	1,185 g (52,1 %)	0,5 g	0,5 g (100 %)
24	100	11	2,272 „	1,169 „ (51,5 „)	0,5 „	0,5 „ (100 „)

Zimmertemperatur. — In 100 ccm ausserdem enthalten: 1 g NH_4NO_3; 0,5 g KH_2PO_4; 0,25 g $MgSO_4$.

Tabelle IV. Dextrose + Essigsäure

Aspergillus niger.

I	II	III	IV		V		VI		VII
			Dextrose in 100 ccm		Essigsäure in 100 ccm		Essigsäure : Dextrose		Ernte
No.	ccm	Tage	Geboten a	Verbraucht b	Geboten a	Verbraucht b	Geboten a	Verbraucht b	pro 100 ccm
25	100	10	4 g	2,182 g (54,55 %)	0,341 g	0,221 g (64,81 %)	1 : 11,73	1 : 9,87	1,430 g
26	100	10	4 „	2,000 „ (50,00 „)	0,341 „	0,275 „ (80,45 „)	1 : 11,73	1 : 7,27	1,285 „
27	100	12	4 „	2,818 „ (70,45 „)	0,341 „	0,257 „ (75,37 „)	1 : 11,73	1 : 10,97	1,499 „
28	90	12	4,444 „	2,968 „ (66,76 „)	0,379 „	0,248 „ (65,5 „)	1 : 11,73	1 : 12,08	1,661 „
29	150	5	8 „	1,181 „ (14,75 „)	1 „	0,300 „ (30 „)	1 : 8	1 : 3,94	0,068 „
30	150	7	8 „	3,776 „ [illegible] „)	1 „	0,802 „ (80,2 „)	1 : 8	1 : 4,78	0,227 „
31	150	7	8 „	4,025 „ [illegible] „)	1 „	0,843 „ (84,3 „)	1 : 8	1 : 4,77	0,293 „
32	100	12	2 „	1,996 „ [illegible] „)	4,557 „	2,409 „ (52,9 „)	1 : 0,439	1 : 0,83	1,170 „
33	100	12	2 „	1,810 „ [illegible] „)	4,557 „	2,484 „ (54,5 „)	1 : 0,439	1 : 0,74	0,950 „
34	100	12	2 „	1,850 „ (92,5 „)	4,557 „	2,416 „ (53,2 „)	1 : 0,439	1 : 0,77	1,101 „
35	100	12	2 „	1,910 „ (95,5 „)	4,557 „	2,119 „ (46,5 „)	1 : 0,439	1 : 0,90	1,100 „
36	100	12	2 „	1,880 „ (94,0 „)	4,557 „	2,403 „ (52,7 „)	1 : 0,439	1 : 0,74	1,110 „

Penicillium glaucum.

I	II	III	IV a	IV b	V a	V b	VI a	VI b	VII
37	150	9	8 g	2,366 g (29,6 %)	1 g	0,626 g (62,6 %)	1 : 8	1 : 3,78	0,239 g
38	150	11	8 „	3,671 „ (45,9 „)	1 „	0,788 „ (78,8 „)	1 : 8	1 : 4,66	0,373 „

In allen Versuchen war die Säure als $(C_2H_3O_2)_2Ca$ geboten. Ausserdem waren enthalten in je 100 ccm in den Versuchen 25 bis 28 [illegible] 0,5 g NH_4NO_3; 0,1 g K_2PO_4; 0,05 g $MgSO_4$. In den Versuchen 32—36: 0,5 g NH_4NO_3; 0,12 g KH_2PO_4; 0,12 g $MgSO_4$. [illegible] Versuchen 29—31 und 37—38: 0,5 g Asparagin; 0,1 g KH_2PO_4; 0,05 g $MgSO_4$. In den Versuchen 25—28, sowie in 32—36 wuchsen die Pilze bei Zimmertemperatur. In den Versuchen 29—31 (Aspergillus) wurde bei 30° C., in den Versuchen 37

Tabelle V. Dextrose + Milchsäure.

Aspergillus niger.

I	II	III	IV		V		VI	
No.	ccm	Tage	Dextrose in 100 ccm		Milchsäure in 100 ccm		Milchsäure : Dextrose	
			Geboten a	Verbraucht b	Geboten a	Verbraucht b	Geboten a	Verbraucht b
39	100	6	4 g	1,09 g (27,25 %)	1,633 g	0,073 g (4,47 %)	1 : 2,45	1 : 14,93
40	100	6	4 „	1,33 „ (33,25 „)	1,633 „	0,063 „ (3,86 „)	1 : 2,45	1 : 21,11

Zimmertemperatur. — Die Säure war als $Ca(C_3H_5O_3)_2$ geboten. Ausserdem enthielten 100 ccm: 0,5 g NH_4NO_3; 0,1 g K_3PO_4; 0,05 g $MgSO_4$; 0,1 g Pepton; 0,01 g $FeSO_4$; 0,5 g $CaCO_3$.

Tabelle VI. Rechts- + Links-Weinsäure.

I	II	III	IV	V	VI	VII	
No.	ccm	Wochen	Temp.	Form	Geboten R. u. L. je	Verbraucht	
						L. a	R. b
				Aspergillus niger v. Tieghem.			
41	150	16	Z.	Na-Salz	3,348 g	0,692 g (20,67 %)	3,139 g (93,76 %)
42	60	4	30°	NH_4-Salz	1,223 „	0,157 „ (12,87 „)	0,369 „ (30,18 „)
43	30	4	30°	desgl.	0,611 „	0,121 „ (19,96 „)	0,327 „ (53,52 „)
44	150	6	Z.	Freie S.	1,786 „	0,162 „ (9,02 „)	1,708 „ (95,67 „)
45	100	12	30°	Freie S.	5,580 „	2,323 „ (41,62 „)	5,543 „ (99,33 „)

Tabelle VI. (Fortsetzung.)

I	II	III	IV	V	VI	VII	
						Verbraucht	
No.	ccm	Wochen	Temp.	Form	Geboten R. u. L. je	L. a	R. b
				Aspergillus flavescens Wied.			
46	30	4	30°	NH_4-Salz	0,611 g	0,108 g (17,68 %)	0,540 g (88,38 %)
47	30	4	30°	desgl.	0,611 „	0,151 „ (24,70 „)	0,547 „ (89,51 „)
48	50	5	31°	desgl.	0,449 „	0,300 „ (62,36 „)	0,449 „ (100 „)
49	150	11	31°	desgl.	4,071 „	0,677 „ (16,63 „)	3,007 „ (73,88 „)
				Penicillium glaucum Link.			
50	150	26	Z.	Na-Salz	3,348 g	0,498 g (14,9 %)	1,562 g (46,7 %)
51	150	26	Z.	desgl.	3,348 „	0,413 „ (12,1 „)	1,730 „ (51,7 „)
52	200	20	Z.	NH_4-Salz	2,232 „	0,428 „ (19,2 „)	2,001 „ (89,7 „)
53	100	16	Z.	desgl.	2,245 „	0,228 „ (10,2 „)	2,235 „ (99,55 „)
54	100	17	Z.	desgl.	1,347 „	0,764 „ (56,7 „)	1,142 „ (84,04 „)
				Spaltende Hefe.			
55	500	10	30°	NH_4-Salz	5,357 g	1,230 g (23,0 %)	1,792 g (33,5 %)
56	100	7	30°	desgl.	1,347 „	0,509 „ (37,8 „)	1,292 „ (95,9 „)
				Monilia candida Hansen.			
57	50	3	32°	NH_4-Salz	0,407 g	0,021 g (5,12 %)	0,180 g (44,2 %)
				Rechts-Bacterium.			
58	100	10	30°	NH_4-Salz	2,245 g	0,493 g (22,0 %)	2,245 g (100 %)

Tabelle VI. (Fortsetzung.)

I	II	III	IV	V	VI	VII	
						Verbraucht	
No.	ccm	Wochen	Temp.	Form	Geboten R. u. L. je	L a	R. b
				Links-Bacterium.			
59	100	2	Z.	NH_4-Salz	1,223 g	1,223 g (100,0 %)	0,092 g (7,5 %)
60	100	30	Z.	desgl.	1,223 „	1,223 „ (100 „)	1,223 „ (100 „)
61	100	30	Z.	desgl.	1,223 „	1,223 „ (100 „)	1,223 „ (100 „)
				Aspergillus fumigatus Fres.			
62	50	6	32°	NH_4-Salz	0,407 g	0,066 g (16,3 %)	0,066 g (16,3 %)
63	50	6	32°	desgl.	0,407 „	0,061 „ (14,9 „)	0,061 „ (14,9 „)
				Mortierella reticulata v. Tiegh. et Le Monnier.			
64	50	3	32°	NH_4-Salz	0,815 g	0,071 g (8,7 %)	0,071 g (8,7 %)
				Saccharomyces ellipsoideus Hansen.			
65	250	20	32°	NH_4-Salz	4,076 g	3,138 g (77,0 %)	3,138 g (77,0 %)
				Rosa-Hefe.			
66	20	4	30°	NH_4-Salz	0,611 g	0,073 g (11,9 %)	0,073 g (11,9 %)
				Levure de Duclaux (Torula?)			
67	50	6	30°	NH_4-Salz	0,449 g	0,080 g (17,83 %)	0,080 g (17,83 %)
				Bacillus subtilis.			
68	50	3	30°	NH_4-Salz	0,449 g	0,206 g (45,9 %)	0,206 g (45,9 %)
69	50	1.5	30°	desgl.	0,407 „	0,063 „ (15,5 „)	0,063 „ (15,5 „)

Auch Botrytis Bassiana Bals. spaltet Traubensäure nicht.

Bezug auf die ursprünglich gebotene Menge vermerkt. Das Verhältniss, in welchem die Körper geboten resp. verbraucht wurden, ist in Columne VI unter „Geboten“ resp. „Verbraucht“ aufgeführt.

Columne VII kennzeichnet das Gewicht der bei 100° getrockneten Pilzernte, und zwar ist diese auf 100 ccm der Kulturflüssigkeit umgerechnet, war also z. B. in Versuch 1 doppelt so gross. Diese nicht einwurfsfreie Umrechnung wurde der Uebersichtlichkeit halber hier vorgenommen, da ohnehin das Trockengewicht je nach der Behandlung (Entfernung des Oxalats u. s. w.) erheblich verschieden ausfällt[1]).

In Tabelle VI haben die Columnen I, II, III dieselbe Bedeutung. IV kennzeichnet die Temperatur (Z = Zimmertemperatur), V die Form, in welcher die Traubensäure geboten wurde. VI und VII geben die absolute Menge der gebotenen resp. der verbrauchten Säure an. Da die unter VI stehende Zahl sowohl die Menge der Rechts- als Linkssäure anzeigt, so enthielt die Kulturflüssigkeit insgesammt die doppelte Menge Weinsäure. Unter VII ist dann getrennt für die Rechts- und für die Links-Säure der Consum in Grammen und procentisch (eingeklammert) in Bezug auf die Anfangsmenge aufgeführt.

B. Besprechung der Resultate.

In den Versuchen mit Aspergillus niger und Penicillium glaucum wurden Dextrose oder Pepton, zwei ausgezeichnete und ungefähr gleichwerthige Nährstoffe, je in Vereinigung mit einem minderwerthigen Nährstoff geboten. In solcher Combination ergab sich ein wesentlich verschiedenes Verhalten von Glycerin resp. Milchsäure einerseits und Essigsäure andererseits, d. h. für Körper von ungefähr gleichem Nährwerth. Denn wohl vermag eine genügende Menge Dextrose oder Pepton das Glycerin oder die Milchsäure vor Verarbeitung mehr oder weniger zu schützen, nicht aber die Essigsäure, welche reichlicher als die zugleich ver-

1) Dieserhalb sind z. B. auch die Erntegewichte der Versuche 29—31, sowie 37—38 nicht genau commensurabel mit der Ernte in den anderen mit Essigsäure + Dextrose angestellten Versuchen.

arbeitete Dextrose dem Pilze zur Beute fällt. Doch vermag die Essigsäure, so wenig wie das Glycerin, die Glykose zu schützen, die auch bei überwiegender Menge jener Stoffe völlig aufgezehrt wird. Immerhin haben diese schlechteren Nährstoffe einigen Einfluss auf den Verbrauch der Dextrose, und besonders bei Penicillium erzielt eine reichliche Menge von Glycerin unverkennbar eine gewisse Einschränkung in der Verarbeitung der Dextrose.

Nach dieser vorläufigen Orientirung wollen wir unsere Blicke zunächst auf Aspergillus niger lenken, für welchen die zunehmende Deckung des Glycerins durch steigenden Gehalt an Dextrose aus den Versuchen 1—5 (Tab. I) evident hervortritt. Bei 4 % Dextrose wird von den 1,6 % Glycerin (Versuche 1 u. 2) eine zwar relativ geringe, aber doch nennenswerthe Menge verarbeitet. Mit Vermehrung der Dextrose auf 6 % nimmt der Glycerinkonsum, insbesondere mit Berücksichtigung der gesteigerten Ernte, merklich ab, und als auf 0,92 % Glycerin 8 % Dextrose kamen, (Versuche 5) wurde nach üppigem Wachsen die gesammte Glycerinmenge wiedergefunden. Die relativ ansehnlichere Verarbeitung der Dextrose ergiebt sich auch aus Columne VI, in welcher verzeichnet ist, wie viel Dextrose auf ein Theil Glycerin ursprünglich kam und wieviel Dextrose für ein Theil Glycerin verarbeitet wurde.

Bei der begrenzten Genauigkeit aller analytischen Bestimmungen soll natürlich eine absolute Deckung des Glycerins nicht behauptet werden. Doch wird das Wesen der Sache hierdurch nicht betroffen und ebenso nicht dadurch, dass während der Versuchszeit die Dextrose auf 44—60 % des Anfangsgehaltes fiel. Volle Deckung bis zur Beendigung vorausgesetzt, würden (nach Versuch 5) 4% Dextrose ausreichen, um 0,92% Glycerin zu schützen, und wir dürfen wohl annehmen, dass Deckung erreicht ist, wenn auf 1 % Glycerin 6 % Dextrose kommen. Eine bestimmtere Präcisirung dieses Verhältnisses lag übrigens nicht in unserer Absicht.

Dass aber umgekehrt Glycerin den vollständigen Consum von Dextrose nicht zu hindern vermag, geht aus den Versuchen 6 und 7 hervor, in welchen 1 resp. 2 % Dextrose absolut aufgezehrt wurden, obgleich z. B. in Versuch 7 am Schlusse noch 3,1 % Glycerin vorhanden waren. Ja voraussichtlich fielen die letzten

Moleküle der Dextrose schon einige Zeit vor Beendigung des Versuchs dem Pilze zur Beute, also zu einer Zeit, in welcher der Gehalt an Glycerin noch ansehnlicher war.

Uebereinstimmend haben auch die Versuche 8 und 9 einen starken Verbrauch von Dextrose aufzuweisen, die nicht ganz verschwand, weil sie in grösserer Menge (3—4 %) zugegeben war. Mit Zunahme der Dextrose fällt für eine gleiche Erntemenge der Verbrauch an Glycerin, der in Versuch 9 (4 % Dextrose) 3,1 g, in Versuch 6 (1 % Dextrose) 7,1 g beträgt.

Aus der Tabelle ist übrigens zu entnehmen, dass Glycerin in minder ökonomischer Weise nutzbar wird, d. h. von diesem Stoffe wird eine grössere Menge zur Erzielung desselben Erntegewichts verbraucht. Wie weit dabei das schlechter ernährende Glycerin den Verbrauch an Dextrose einschränkt, lassen die Versuche mit Aspergillus nicht sehr deutlich hervortreten, wohl aber die Erfahrungen mit Penicillium glaucum.

So wurde in den Versuchen 15 und 16 von 1 resp. 2 % Dextrose ein Quantum aufgebraucht, das für sich zur Erzielung der Ernte nicht ausgereicht haben würde (Vergl. Versuche 10 und 11). Demgemäss hat die erhebliche Menge des consumirten Glycerins nutzbringend mitgewirkt. So weit die beiläufigen Erfahrungen in unseren Versuchen ein Urtheil gestatten, scheint Glycerin im Vereine mit Dextrose bei Penicillium günstiger zu wirken als bei Aspergillus, obgleich bei isolirter Darbietung der Nährwerth des Glycerins für beide Pilze ungefähr der gleiche sein dürfte. Offenbar im Zusammenhang mit solchem Verhalten, wird bei Penicillium Glycerin nicht in gleicher Weise durch Dextrose gedeckt wie bei Aspergillus. Denn dieser Pilz liess 0,92 % Glycerin neben 8 % Dextrose intact (Versuch 5), während in derselben Nährlösung durch Penicillium 41 % des Glycerins verzehrt wurden (Versuch 14). Zu beachten ist übrigens, dass in unseren Kulturbedingungen für die Erzielung desselben Erntegewichts von Penicillium mehr Dextrose verbraucht wurde, als von Aspergillus.

Nach den weniger zahlreichen Experimenten mit Pepton + Glycerin (Tab. II) wirkt Pepton besser deckend als Dextrose. Denn schon 4,5 % Pepton schützten 1 % Glycerin vollkommen, und neben 2,3 % Pepton wurden 0,78 % Glycerin von Asper-

gillus wenig oder gar nicht angegriffen. Bei Penicillium schützt Pepton zwar wiederum weniger gut als bei Aspergillus, aber doch besser als Dextrose.

Nach zwei Versuchen, in welchen Aspergillus niger auf 4 % Dextrose und 1,6 % Milchsäure kultivirt wurde, wird letztere in ähnlicher Weise gedeckt wie Glycerin (Tab. V).

Von einer Deckung des schlechteren Nährstoffes ist aber bei Essigsäure keine Rede. Auch wenn diese in relativ geringer Menge vorhanden ist, wird sie doch in procentisch höherer Menge in den Stoffwechsel gerissen, wie übereinstimmend alle Versuche mit Aspergillus und mit Penicillium lehren (Tab. IV, No. 25—31 und 37—38). Wenn auf 1 Theil Essigsäure 8—11,7 Theile Dextrose geboten waren, finden wir meist 70—80 % der Essigsäure verbraucht, während etwa 50 % der Dextrose verschwanden. Und auch in jüngeren Kulturen, also bei geringerem Dextroseconsum, tritt diese überwiegende Verarbeitung der Essigsäure klar hervor (Versuche 29 und 37).

Die Minderwerthigkeit als Nahrung gibt sich aber darin zu erkennen, dass die Essigsäure die Dextrose nicht vor der Verarbeitung zu schützen vermag. Denn die Versuche 33—36 lassen keinen Zweifel, dass neben einer überwiegenden Menge von Essigsäure die Dextrose endlich bis auf die letzte Spur verbraucht wird. In dieser Hinsicht begegenen wir also denselben Verhältnissen wie bei Glycerin, das unter solchen Umständen ebenfalls in grosser Menge aufgezehrt wird.

Im Nährwerth stehen für unsere Pilze Essigsäure, Glycerin und Milchsäure ungefähr auf gleicher Stufe[1]) und haben auch das gemeinsam, dass sie eine schlechtere Nahrung für die Keimungsstadien sind, als für das entwickelte Mycelium.[2]) Demgemäss vermag schon eine sehr geringe Zugabe von Zucker die Entwickelung unserer Pilze und damit den Verbrauch von Essigsäure sehr zu fördern.

Von den in Thätigkeit gekommenen Pilzen scheint die Essigsäure allgemein energisch verarbeitet zu werden, und aller

---

1) **Nägeli**, Botan. Mitth. 1881, Bd. 3, p. 404; **Wehmer**, Botan. Zeitung 1891, p. 475, 477, 512.

2) **Duclaux**, Annal. d. l'Institut Pasteur, 1889, Bd. 3, p. 111.

Voraussicht nach wird auch Pepton nicht schützen. Noch weniger ist solches bei Vereinigung mit Körpern zu erwarten, die im Nährwerth der Essigsäure im geringeren Grade (Weinsäure)[1]) oder gar nicht überlegen sind. Dem entsprechend fand Duclaux[2]), dass Aspergillus niger bei Gegenwart von weinsauren, milchsauren oder buttersauren Salzen überwiegend die Essigsäure in Beschlag nimmt. Natürlich dürfte es specifische Abweichungen geben und es ist z. B. wahrscheinlich, dass bei Essigbakterien der Alkohol die Essigsäure zu schützen vermag.

Wie weit ähnliche Verhältnisse für andere minderwerthige Nährstoffe gelten, muss ich dahin gestellt sein lassen. Nach Duclaux[3]) wird Alkohol ebenfalls in relativ grosser Menge von Aspergillus niger aufgezehrt. Vielleicht fällt unter Umständen auch der Verbrauch von Oxalsäure verhältnissmässig ansehnlich aus, wenn diese als freie Säure vorhanden ist[4]). Sollte dieses zutreffen, so würde ein freilich nur relativer Unterschied gegen Essigsäure darin bestehen, dass diese als Salz in besagter Weise consumirt wird. Denn in unseren Versuchen wurde, unter Ausscheidung von Calciumcarbonat und Calciumoxalat, das Acetat allmählich zersetzt, ohne dass die stets mit Kohlensäure versorgte Flüssigkeit eine alkalische Reaction annahm[5]). Uebrigens würde zweifellos mit der freien Essigsäure ein gleiches Resultat erhalten werden. Ausführbar sind solche Versuche, da unsere Pilze erhebliche Mengen von freier Essigsäure (Duclaux, l. c.), sowie von Weinsäure, Aepfelsäure, Citronensäure vertragen[6]), während freie Milchsäure und Buttersäure schon in geringer Quantität schädlich wirken (Duclaux, l. c.).

Warum Glycerin durch Dextrose geschont, die Essigsäure aber in hervorragendem Grade neben Dextrose consumirt wird,

---

1) Vergl. Nägeli, l. c., p. 404.

2) l. c., p. 112.

3) Annal. d. l'Institut Pasteur, 1889, Bd. 3, p. 109. Ueber den Nährwerth des Alkohols vergl. Nägeli, Botan. Mittheil. 1881, Bd. 3, p. 404; Wehmer, Botan. Zeitung 1891, p. 513.

4) Vergl. Wehmer, l. c., p. 325.

5) Vergl. Wehmer, l. c., p. 342. Diakonow, Ber. d. deutsch. bot. Gesell. 1887, p. 385.

6) Wehmer, l. c., p. 296, 325.

vermögen wir zur Zeit nicht zu erklären. Jedenfalls können wir darin nicht schlechthin den Erfolg der allgemeinen oxydirenden Wirkung des Pilzes sehen[1]), denn gerade die Essigsäure zählt zu den wenig oxydablen Körpern und tritt dieserhalb häufig unter den Endproducten einer tiefgreifenden Zertrümmerung von Kohlenstoffverbindungen auf[2]).

Voraussichtlich ist die Verarbeitung der Essigsäure neben Dextrose in analogem Sinne nutzbringend, wie die Verarbeitung des Glycerins. Einen bestimmten ökologischen Nutzen vermögen wir in diesem besonderen Verhalten der Essigsäure um so weniger zu sehen, als bei vielen anderen organischen Säuren eine solche bevorzugte Beschlagnahme nicht zutrifft. Zudem ist die Essigsäure kein normales Stoffwechselproduct unserer Pilze wie die Oxalsäure, die nur als freie Säure verbrannt, als Salz aber geschont und dieserhalb in regulatorischer Weise gebildet wird. Diese regulatorische Production, welche gerade auf Erhaltung einer sauren Reaction in der Nährflüssigkeit hinarbeitet, hat einen wohlverständlichen Sinn, und es darf uns nicht wundern, dass aus der Oxydation der Oxalsäure kein directer Nutzen für Wachsthum und Production zu entspringen scheint[3]).

Nach dem Nährwerth der einzelnen Stoffe kann natürlich nicht der Nährwerth der Mischung beurtheilt werden. Denn im Grunde genommen wird stets bei Mangel eines nothwendigen Nährstoffes erst mit der Zufuhr das nothwendige Zusammenwirken und damit die Bedingung für Wachsthum und Ernährung hergestellt. Ferner gibt es auch Bakterien, die der Vereinigung von Pepton und Zucker bedürfen, also mit einer einzelnen Kohlenstoffverbindung nicht fortkommen[4]).

Für die hier behandelten Pilze ist aber sowohl Pepton allein, als Zucker (+ Ammonsalz) allein eine zureichende und ungefähr gleichwerthige Nahrung[5]). Doch begünstigt die Vereinigung

1) Vergl. Pfeffer, Zur Kenntniss der Oxydationsvorgänge, 1889, p. 471.

2) Vergl. Meyer und Jacobson, Organ. Chemie, 1893, p. 323.

3) Wehmer, Botan. Zeitung 1891, p. 533, 550.

4) Vergl. z. B.: Beyerinck, Botan. Zeitung 1891, p. 744 und Sur l'aliment photogène, 1891, p. 3 u. 18 (Archives Neérlandaises, Bd. 24).

5) Vergl. Nägeli, Botan. Mittheil. 1881, Bd. 3, p. 405; Elfving, Einwirkung des Lichtes auf Pilze, 1890, p. 32, 37; Wehmer, Botan. Zeitung 1891, p. 305.

beider in erheblichem Grade das Wachsthum. Der Vortheil einer solchen Combination ist auch wohl zu verstehen, da einerseits das Stickstoffbedürfniss auf's Beste gedeckt und in dem Zucker ein ausgezeichneter Nährstoff für Befriedigung der anderweitigen Bedürfnisse geboten ist. So scheint es natürlich, dass Pepton den Zucker nicht zu schützen vermag, und dem entsprechend wurde in unseren Versuchen eine kleine Menge Dextrose neben viel Pepton völlig aufgezehrt. (Tab. III). Zwar fehlt das umgekehrte Experiment, doch ist nicht zu bezweifeln, dass etwas Pepton durch viel Dextrose auch dann nicht gedeckt wird, wenn ein Ammonsalz zugegen ist.

Ein ausgezeichnetes Beispiel von Election zwischen zwei nächst verwandten Körpern bietet die Traubensäure. Diese wird nämlich, wie Pasteur erkannte, durch Bakterien[1]) und durch Penicillium glaucum[2]) derart gespalten, dass die L.-Säure restirt. Seit dieser epochemachenden Entdeckung wurde indess nicht zu entscheiden versucht, ob diese physiologische Election mit dem Nährwerth der beiden stereoisomeren Säuren zusammenhängt, ob es sich ferner um eine relative oder absolute Deckung handelt und ob alle in Frage kommenden Organismen in gleicher Weise wirken.

Nach unseren Erfahrungen handelt es sich nur um eine relative Deckung und zwar wird, wie gewöhnlich, der besser ernährende Körper bevorzugt. Die R.-Weinsäure ist aber nicht immer der besser ernährende Körper. Wir lernten vielmehr ein Bacterium kennen, welches gerade umgekehrt der L.-Weinsäure den Vorzug giebt und fanden ferner eine Anzahl Organismen, welche beide Säuren gleich leicht verarbeiten, also keine Spaltung der Traubensäure herbeiführen.

Das Resultat dieser Versuche ist in Tab. VI (p. 211) zusammengestellt, während Näheres über die benutzten Organismen und die Methodik in Cap. V zu finden ist.

Wie aus der Verticalreihe VII zu entnehmen ist, wird durch Aspergillus niger und durch Penicillium glaucum die R.-Weinsäure zwar erheblich bevorzugt, jedoch stets auch die

1) Pasteur, Compt. rendus, 1858, Bd. 46, p. 617.

2) Ebenda, 1860, Bd. 51, p. 298.

L.-Weinsäure angegriffen. Ein ähnliches Resultat ergaben Aspergillus flavescens, Monilia candida und die als „Spaltende Hefe" und „Rechts-Bacterium" bezeichneten Organismen. Dagegen verzehrten Aspergillus fumigatus, Mortierella reticulata, Saccharomyces ellipsoideus, Rosa-Hefe, Levure de Duclaux, Bacillus subtilis gleich stark R.- und L.-Weinsäure.

Von allen geprüften Organismen bevorzugte nur eine Bakterienart — sie ist vorläufig Linksbacterium genannt — in ausgezeichneter Weise die L.-Weinsäure. Denn die R.-Weinsäure muss zunächst ziemlich intact gelassen werden, da in Versuch 59 nur 7,5 % verschwunden waren, obgleich die L.-Weinsäure aufgezehrt war. Weiterhin wird aber auch die R.-Weinsäure verarbeitet, denn diese war (Versuche 60 und 61) nach längerer Zeit gänzlich verschwunden. Eine solche Bevorzugung der L.-Weinsäure durch ein Bacterium, welches ausserdem die R.-Mandelsäure vorwiegend consumirte, giebt schon Lewkowitsch[1]) an, doch muss ich dahin gestellt lassen, ob es sich um die von uns benutzte Species handelt.

Wie schon bemerkt, hängt diese Election mit dem Nährwerth zusammen. Für diejenigen Pilze, welche die R-Weinsäure bevorzugen, ist die L.-Säure ein sehr schlechter, theilweise kaum ein Nährstoff[2]). Auf angesäuerter Nährlösung mit 1,57 % der L.-Säure wächst das so omnivore Penicillium glaucum fast gar nicht, denn selbst im Laufe von 8 Monaten war bei Zimmertemperatur nur ein kleiner Pilzanflug entstanden. Ein wenig weiter brachten es auf gleicher Lösung (bei 30° C.) Aspergillus niger und flavescens. Immerhin waren erst nach 14 Tagen kleine Hyphengruppen erschienen und erst nach $2^1/_2$ bis 8 Monaten kamen auf spärlichem Mycel einzelne Conidienträger zum Vorschein.

Die L.-Weinsäure ist nur ein schlechter Nährstoff, verhindert aber, wie schon die Versuche mit Traubensäure beweisen, durch-

1) Ber. d. chem. Gesell., 1883, Bd. 16, p. 1572 (Ueber Mandelsäure vergl. diese Abhandlung, Cap. V.) — Gleiches soll nach Schützenberger (Die Gährungserscheinungen 1876, p. 186) schon Pasteur beobachtet haben, doch konnte ich eine solche Angabe in Pasteur's Arbeiten nicht finden.

2) Der Nährwerth der stereoisomeren, durch intramolekulare Compensation inactiven Mesoweinsäure wurde nicht geprüft.

aus nicht das Gedeihen unserer Pilze. Diese kamen dem entsprechend in der zuvor so untauglichen Lösung zu normalen Wachsthum, nachdem etwas R.-Weinsäure oder Dextrose zugegeben war.

Die L.-Weinsäure ist aber ein guter Nährstoff für das Links-Bacterium, sowie für diejenigen Organismen, welche die Traubensäure nicht spalten. Wenigstens kamen das L.-Bacterium, sowie Aspergillus fumigatus, Saccharomyces ellipsoideus, Spaltende Hefe, Bacillus subtilis in der Kulturflüssigkeit mit 1,57 % L.-Weinsäure (bei 30° C.) anscheinend ebenso gut fort, als auf Traubensäure.[1])

Bemerkenswerth ist jedenfalls, dass die nur durch ein asymmetrisches Kohlenstoffatom unterschiedenen Weinsäuren, die soweit bekannt in allen chemischen Reactionen, in elektrischer Leitfähigkeit[2]), in Diffusionsschnelligkeit, also auch in osmotischer Leistung übereinstimmen, sich in physiologischer Hinsicht wesentlich verschieden verhalten.[3]) Freilich sind ähnliche Verhältnisse für manche andere stereoisomere Körper und überhaupt für chemisch nächst verwandte Körper reichlich bekannt. Es kann das auch gar nicht überraschen, da die specifisch verschiedenen Qualitäten des Organismus für sein ganzes Betragen und so speciell auch für diejenigen Wechselwirkungen massgebend sind, welche darüber entscheiden, ob ein gegebener Körper erfolgreich in den Stoffwechsel gerissen wird. Eben die Erfolge sind auch hier Reagens und Markstein für die überaus mannigfachen specifischen Eigenthümlichkeiten, die uns auch in Bezug auf Ernährungsverhältnisse in grosser Mannigfaltigkeit entgegentreten.

Demgemäss ist sehr oft eine Kohlenstoffverbindung wohl für den einen, aber nicht für den anderen Organismus eine zureichende Nahrung und manche Pilze und Bakterien können mit keiner der beiden Weinsäuren ernährt werden. Wurde bisher zumeist mit R-Säure operiert, so würde doch die Zahl derjenigen Pilze leicht

1) Benutzt wurden stets 20 ccm einer Flüssigkeit, welche enthielten 0,314 g L.-Weinsäure als Natriumammoniumsalz, 0,016 g K_3PO_4, 0,016 g $MgSO_4$. Für Pilze wurde diese Lösung angesäuert, für Bakterien schwach alkalisch gemacht.

2) Marchelewski, Ber. d. chem. Gesellschaft 1893, p. 983.

3) Nach Chabrie ist für höhere Thiere die L.-Weinsäure etwas schädlicher als die R.-Weinsäure. (Compt. rend. 1893, Bd. 116, p. 1410.)

zu vermehren sein, für welche auch Traubensäure kein zureichender Nährstoff ist und nach eigenen Erfahrungen gehören Botrytis tenella und Bacillus mycoides zu solchen Organismen.[1]) So trefflich wie durch Dextrose wird wenigstens keiner der von uns benutzten Organismen durch Weinsäure ernährt, die indess im allgemeinen eine günstigere Nahrung als Essigsäure und Glycerin zu sein scheint.[2])

In physiologischer Hinsicht ist natürlich das Verhalten gegen den Organismus massgebend, das eben in Bezug auf den Nährwerth für zwei sehr ähnlich constituirte Körper sehr verschieden, für zwei chemisch ferne stehende Körper sehr ähnlich sein kann. So machen auch Aspergillus niger und Penicillium glaucum gegenüber der Vereinigung der beiden Weinsäuren (Traubensäure existirt nicht in der Lösung) ein analoges Electionsvermögen geltend, wie gegen ein Gemisch von Dextrose und Glycerin. In beiden Fällen vermag eine überwiegende Menge des besseren Nährstoffs mehr oder weniger den schlechteren zu schützen, der aber, sofern er relativ reichlich vertreten ist, in ansehnlicher Menge in den Stoffwechsel gerissen wird und sogar vollständig consumirt werden kann.

Für Aspergillus niger und Penicillium glaucum, die wir allein vergleichen können, ist die L.-Weinsäure, als einzige Kohlenstoffquelle, ein schlechterer Nährstoff als Glycerin. Denn während mit diesem, nach Ueberwindung des Keimens, unsere Pilze ganz ansehnlich gedeihen, kommt mit L.-Weinsäure, besonders bei Penicillium, auch das gebildete Mycelium nur sehr kümmerlich vorwärts. Doch wird die L.-Weinsäure kräftig verarbeitet, wenn der Pilz durch das Vorhandensein von R.-Weinsäure oder anderen Nährstoffen, in Thätigkeit gesetzt ist.

Ob eine geringe Menge von L.-Weinsäure durch viel R.-Weinsäure völlig gedeckt werden kann, ist in unseren Versuchen nicht entschieden, doch muss eine solche Deckung wahr-

---

1) In jüngster Zeit berichtete z. B. Beyerinck (Centralbl. f. Bakteriol. 1893, Bd. 14, p. 834), dass Bacillus perlibratus nicht mit Weinsäure, wohl aber mit Essigsäure und Aepfelsäure ernährt werden kann.

2) Ueber Nährwerth der Weinsäure vergl. Nägeli, Botan. Mittheil. 1881 Bd. 3, p. 404; Wehmer, Botan. Zeitung 1891, p. 477.

scheinlich dünken. Offenbar haben aber Kulturbedingungen Einfluss auf die Election, denn nur so lassen sich unsere Resultate verstehen, in denen das Verhältniss, in welchem beide Säuren verbraucht wurden, auch dann schwankend ausfiel, wenn in Anfangs- und Endgehalt der Lösung kein grosser Unterschied bestand.

Unserem Zwecke entsprechend, wurden die entstehenden Stoffwechselproducte, auch die in die Flüssigkeit secernirten, nicht näher verfolgt. Beiläufig mag nur erwähnt werden, dass in den Kulturen der Schimmelpilze wohl nie Oxalsäure fehlte. Bei Ernährung mit Weinsäure producirte Bacillus subtilis Aepfelsäure, Saccharomyces ellipsoideus Citronensäure und in einigen Kulturen von Penicillium schien etwas Propionsäure entstanden zu sein. Wie überall wurde auch in diesen Versuchen bei vollem Luftzutritt kultivirt und also nicht untersucht, welche Election bei Vergährung der Weinsäuren durch anaërobe Bakterien zu Stande kommt[1]).

II. Literatur.

Sobald dem Organismus zwei oder einige Kohlenstoffverbindungen gleichzeitig zur Verfügung stehen, sind neue physiologische Bedingungen geschaffen, die mehr oder weniger in der Thätigkeit des Organismus zum Ausdruck kommen. Zu den nachweisbaren Erfolgen zählt auch der relative Consum, der oft, jedoch nicht stets, eine Bevorzugung eines der Körper anzeigt. Das reale Resultat muss von Fall zu Fall ermittelt werden, gleichviel, ob es sich um Körper sehr ähnlicher oder sehr verschiedener chemischer Constitution handelt. Somit bildet das Betragen der Organismen gegen geometrisch isomere Körper einen speciellen Fall, in welchem übrigens Körper zur Wahl gestellt sind, deren physiologischer Werth zum Theil recht verschieden ist. Treffen wir demgemäss öfters eine ausgezeichnete

1) Vergl. Pasteur, Etude s. l. biere, 1876, p. 279. — Nach König (Chem. Centralbl. 1881, p. 373) liefert die Vergährung von weinsaurem Calcium Propionsäure und Essigsäure, aber keine Bernsteinsäure, die beim Vergähren des weinsauren Ammoniums neben Essigsäure und Ameisensäure entstehen soll.

einseitige Bevorzugung, so kommt eine solche doch keineswegs immer zu Stande. So lernten wir verschiedene Organismen kennen, welche Traubensäure nicht spalten, und es ist also ein Irrthum, wenn zuweilen angenommen wurde, dass Organismen stets eine Spaltung derjenigen stereoisomeren Körper bewirken, auf welchen sie zur Entwickelung kommen.

Die Spaltung der Traubensäure, diese wichtige Entdeckung Pasteur's gab Veranlassung, dass vielfach von Chemikern die physiologische Zerlegung optisch inactiver, überhaupt stereoisomerer Körper versucht wurde. Dem chemischen Zwecke entsprechend, traten dabei naturgemäss die physiologischen Probleme in den Hintergrund. Doch hat es bisher nicht nur in Bezug auf diese, sondern auch auf andere Körper, an einem näheren physiologischen Studium des gekennzeichneten Problems gefehlt, das auch von Duclaux[1]) nur nebenbei gestreift wurde.

Die Literatur ist desshalb im wesentlichen auf die im Dienste chemischer Forschung gewonnenen Erfahrungen mit stereoisomeren Körpern beschränkt. Auf die wesentlichen Thatsachen, die zu meiner Kenntniss kamen, ist in folgendem hingewiesen. Selbstverständlich sind die Gährungsorganismen mit berücksichtigt, denn auch bei ihnen handelt es sich um die Erfolge eines Stoffwechsels, der nur graduell von dem anderer Pilze verschieden ist. Nur in der unvermeidlichen Einschränkung aller Thätigkeit ist es begründet, dass unsere eigenen Studien nicht auf typische Gährungserreger und unter diesen auch auf anaërobes Leben und Wirken ausgedehnt wurden.

Abgesehen von der schon besprochenen Traubensäure, wurde die physiologische Zerlegung der optisch inactiven Mandelsäure durch Lewkowitsch[2]) beobachtet, doch ist aus den Bemerkungen in Cap. V zu ersehen, dass zur näheren Aufklärung weitere Studien nöthig sind.

Einen bevorzugten Consum der rechts drehenden Verbindungen durch Pilze und Bakterien fand Le Bel für Propylenglykol[3]) und für Methylpropylcarbinol (secundärer Amylalkohol)[4]). Nach

---

1) Annal. d. l'Institut Pasteur, Bd. 3, p. 108.

2) Ber. d. chem. Gesellschaft, 1883, Bd. 16, p. 1568.

3) Le Bel, Compt. rendus 1881, Bd. 92, p. 532.

4) V. Meyer und Jacobson, Lehrb. d. Organ. Chemie, 1893, Bd. 1, p. 166.

Purdie und Walker[1]) verzehrt Penicillium glaucum die links drehende Componente der inaktiven Aethoxybernsteinsäure und mit Hilfe desselben Pilzes gewannen Schulze und Bosshard[2]) aus dem inactiven Leucin ein optisch actives Leucin. Ferner beobachtete Frankland[3]), dass Bacillus aethaceticus die linksdrehende Glycerinsäure bevorzugt.

Nach verschiedenen Autoren fällt bei der Milchsäure, wie bei der Traubensäure, die Zerlegung je nach den Organismen verschieden aus. Ueberwiegende Verzehrung der Links-Milchsäure fand Linossier[4]) für Penicillium, Péré[5]) für Bacterium coli commune und typhi, Frankland[6]) für einige andere Bakterien. Dagegen wird nach Péré[7]) durch ein Bacterium, dass er Bacterium coli I nennt, vorwiegend die Rechts-Milchsäure angegriffen und bei isolirter Darbietung der Links-Milchsäure wuchs dieses Bacterium überhaupt nicht. Wir selbst beobachteten nach 10tägiger Kultur keine Spaltung der inactiven Gährungsmilchsäure durch Aspergillus niger und flavescens, doch ist damit nicht ausgeschlossen, dass mit längerer Zeit oder unter veränderten Bedingungen ein anderes Resultat herauskommt.

Während die gewöhnliche Gährungsmilchsäure inactiv ist, bilden verschiedene andere Bakterien, wie Blachstein[8]), namentlich aber Péré[9]), sowie Kayser[10]) nachwiesen active Säure. Die vier von Péré benutzten Organismen, Bacillus typhi, Bacterium coli I, Bacterium coli d. und Bact. D., bereiteten aus Glykose bei Gegenwart von Ammonsalzen allein oder vorwiegend linksdrehende Milchsäure. Dasselbe thaten die beiden erstgenannten, wenn der Stickstoff als Pepton geboten war, während Bacterium coli d und Bact. D nunmehr allein oder

1) Jahresber. über Gährungs-Organismen von Koch, 1893, IV, p. 87.
2) Neumeister, Physiolog. Chemie, 1893, Bd. 1, p. 25.
3) Centralbl. f. Bakteriolog. 1894, Bd. 15, p. 106.
4) Jahresber. über Gährungs-Organismen von Koch, 1891, p. 177.
5) Annal. d. l'Institut Pasteur, 1892, Bd. 6, p. 512.
6) Centralbl. f. Bakteriolog., 1894, Bd. 15, p. 107.
7) Annal. d. l'Institut Pasteur, 1893, Bd. 7, p. 745.
8) Jahresber. über Gährungs-Organismen von Koch, 1892, p. 80 und die hier cit. Literatur; Frankland, Centralbl. f. Bakteriolog., 1894, Bd. 15, p. 106.
9) Annal. d. l'Institut Pasteur, 1893, Bd. 7, p. 737.
10) Ebenda, 1894, Bd. 8, p. 737.

vorwiegend rechtsdrehende Säure producirten. Uebrigens nimmt mit steigender Peptonmenge die Erzeugung von Milchsäure durch Bacterium coli I ab, während dadurch die Bildung der linksdrehenden Milchsäure durch den Typhusbacillus nicht beeinträchtigt wird.

Bei Darbietung verschiedener Zuckerarten wurde nach Péré, sofern überhaupt Gährung eintrat, dieselbe Milchsäure gebildet wie aus Glykose. Eine Ausnahme machte nur Bacterium coli d, welches, unter sonst gleichen Bedingungen, aus Dextrose rechtsdrehende, aus Milchzucker inactive, aus Galactose und Mannose linksdrehende Milchsäure erzeugte.

In diesen und analogen Fällen wird im Näheren aufzuhellen sein, ob das Resultat aus einer einseitigen Productionsthätigkeit oder aus bevorzugtem Consum einer Componente entspringt oder ob vielleicht durch entsprechenden Ortswechsel die rechtsdrehende in die linksdrehende Säure verwandelt wird. In jedem Falle schien es mir vortheilhaft diese Versuche zu erwähnen, aus welchen zu ersehen ist, dass die Ernährungsbedingungen einen wesentlichen Einfluss auf die für uns in Betracht kommende Stoffwechselthätigkeit haben können.

Für die natürlich vorkommenden Zuckerarten ist u. a. bekannt, dass bei Darbietung von Invertzucker die d.-Glukose (Aldehyd-Alkohol) relativ ansehnlicher vergohren wird, als die d.-Fructose (Ketonalkohol)[1]. Gayon und Duborg[2]), welche dieses für die gewöhnliche Hefe bestätigten, fanden aber auch Hefearten, die sich gerade umgekehrt verhielten. Dagegen bevorzugt beim Wachsen auf Traubenmost, nach Müller-Thurgau[3]) Botrytis cinerea wiederum die Dextrose (d.-Glukose). Noch schneller als der Zuckergehalt wird aber zuerst durch diesen Pilz der Säuregehalt des Mostes vermindert, während sich Penicillium glaucum gerade umgekehrt beträgt. Auch Bacillus orthobutylicus verarbeitet nach Guimbert[4]) in seiner anaëroben Gährthätigkeit vorwiegend die Dextrose.

---

1) Schützenberger, Die Gährungserscheinungen, 1876, p. 29.

2) Compt. rendus, 1890, Bd. 110, p. 865.

3) Landwirthschaftl. Jahrbücher, 1888, Bd. 12, p. 128, 141.

4) Annal. d. l'Institut Pasteur, 1893, Bd. 7, p. 392.

E. Fischer constatirte Hand in Hand mit der physiologischen Spaltung der von ihm synthetisch dargestellten inactiven Zuckerarten, dass die beiden optischen Componenten, wie es scheint allgemein, sich verschieden gegen Bierhefe verhalten. So lässt diese z. B. unverändert die optischen Antipoden des Traubenzuckers, Fruchtzuckers, der Mannose, der Galactose[1]). Sicherlich wird die Ausdehnung der Studien auf andere Organismen, also auch auf solche die keine Gährung erregen, analoge specifische Differenzen aufdecken, wie sie uns bei Traubensäure entgegentraten. Auch ist es nur eine wichtige specifische Eigenheit der bisher geprüften Alkoholhefen, dass Triosen, Hexosen, Nonosen, nicht aber Pentosen, Heptosen, Octosen vergohren werden[2]). Denn für einige der letztgenannten ist Vergährung durch Bakterien bekannt und es giebt wohl keine Zuckerart, die nicht irgend einem Organismus zur Nahrung dienen kann.

Zweifellos werden fernere Studien die mannigfachsten specifischen Verschiedenheiten in Bezug auf Nährwerth und Election der Kohlehydrate aufdecken. Dabei ist zu beachten, dass die Hefe, analog wie andere Organismen, auch durch solche Stoffe ernährt werden kann, die sie nicht zu vergähren vermag[3]). Es fragt sich also auch wie sich die Election in diesem Falle und wie sie sich dann gestaltet, wenn ein solcher Nährstoff zugleich mit vergährbarem Zucker geboten ist. In wie weit für Ernährung und Election die zum Theil facultative Production von Enzymen in Betracht kommt, wird noch fernerhin berührt werden.

Unter den stereoisomeren Körpern besitzen nach Buchner[4])

---

1) E. Fischer, Ber. d. chem. Gesellschaft, 1894, p. 2032 und die dort cit. Literatur.

2) Vergl. u. a.: V. Meyer und Jacobson, Organ. Chemie, 1892, Bd. 1, p. 886.

3) Ueber organische Nahrung der Hefe vergl. Laurent, Annal. d. l'Institut Pasteur, 1889, Bd. 3, p. 114, und Beyerinck, Centralbl. f. Bakteriolog., 1892, Bd. 11, p. 70.

4) Ber. d. chem. Gesellschaft, 1892, p. 1161. — Eine physiologische Differenz beider Körper besteht auch darin, dass Samenfäden der Farne durch Maleïnsäure, jedoch in viel schwächerem Grade als durch Aepfelsäure, angelockt werden, während Fumarsäure nicht anlockend wirkt (Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen, 1884, Bd. 1, p. 412).

auch Fumarsäure und Maleïnsäure einen sehr ungleichen Ernährungswerth für Aspergillus niger und Penicillium glaucum. Denn während diese Pilze auf der in manchen Pflanzen vorkommenden Fumarsäure gut gedeihen, wachsen sie kaum auf der an sich nicht schädlichen Maleïnsäure, die sie demgemäss auch nicht, wie es durch chemische Operationen leicht erreicht wird, in Fumarsäure überzuführen vermögen.

III. Ueber Election im Allgemeinen.

Die Lebensthätigkeit ist an das stetige Zusammenwirken von Stoff- und Kraftwechsel gekettet und in der realisirten Thätigkeit werden zugleich die Bedingungen für Fortdauer des Wirkens und Schaffens hergestellt. Wie etwa beim lodernden Feuer durch die erzielte Wärmewirkung wiederum die Fortdauer des Brennens gesichert wird, so ist der Stoffumsatz im Organismus unerlässlich für Wachsen und Arbeiten und mit dem Verbrauch im Umsatz, mit dem selbstthätig geschaffenen Bedürfniss, wird wiederum die Aufnahme von Nahrung in selbstregulatorischer Weise gelenkt und geleitet.

Als Folge solcher Regulation ist namentlich in Bezug auf die Aschenbestandtheile das specifische Wahlvermögen allgemein bekannt. Doch klingt mit Erlöschen und Stillstehen der vitalen Thätigkeit die Einführung und Verarbeitung jedwelcher organischen Nahrung aus, und intact bleiben die in Zeiten der Thätigkeit gewonnenen Reservestoffe, welche in der thätigen Pflanze jederzeit durch Herbeiführung von Hunger mobilisirt und zur Verarbeitung in dem Stoffwechsel gebracht werden können[1]).

Jedwelche Pflanze ist also im Leben wählend thätig und im allgemeinen ist solches Wahlvermögen als Folge der specifischen Thätigkeiten und Fähigkeiten wohl verständlich. Diese Election erstreckt sich demgemäss auf alles, was in den Stoffwechsel gerissen wird, auf nöthige und auf unnöthige Stoffe und es handelt sich also nur um einen Specialfall des gesammten regulatorischen Waltens, wenn wir unser Augenmerk auf die-

---

1) Vergl. z. B.: Pfeffer, Physiologie, Bd. 1, p. 56, 310; Unters. a. d. botan. Institut in Tübingen, 1886, Bd. 2, p. 304.

jenigen Electionen richten, welche der Organismus gegenüber zwei oder einigen Kohlenstoffverbindungen ausübt. Denn die Electionsfrage drängt sich für jeden einzelnen benöthigten und benutzten Elementarstoff auf, sobald er gleichzeitig in verschiedener molekularer Verkettung dem Organismus zur Verfügung steht.

Ungleicher Nährwerth, der ja zumeist eine verschiedene Inanspruchnahme veranlasst, ist aber für heterogene Verbindungen anderer Elemente ebenfalls längst bekannt. Ausgedehntere Erfahrungen liegen namentlich für den Stickstoff vor, dessen Nährwerth in Form von Salpetersäure, Ammoniak oder Pepton, je nach der Eigenheit der Pflanze sehr verschieden sein kann und nicht wenigen Pflanzen geht z. B. die Bedingung des Gedeihens und somit der electiven Thätigkeit ab, wenn ihnen nicht Pepton oder Eiweissstoffe als Stickstoffquelle zur Verfügung stehen. Zweifellos kommt also partielle oder totale Deckung für Stickstoffverbindungen, in einem analogen Sinne wie bei Kohlenstoffverbindungen, real vor, doch muss ich mich hier mit dem Hinweis auf einen Fall beschränken. Ich meine die von Winogradsky[1]) aus dem Boden isolirten Stickstoffbakterien, welche von ihrer Fähigkeit, den freien Stickstoff zu assimiliren, dann nicht Gebrauch machen, wenn ihnen Ammonsalze in genügender Menge zur Verfügung stehen. Und analog sinkt in den mit Bakterien vereinten Leguminosen mit reichlicher Zufuhr von Nitraten die Nutzbarmachung des freien Stickstoffs[2]).

Weitere Studien werden aber ohne Frage die schon vorliegenden Erfahrungen über den Nährwerth der Verbindungen des Schwefels, Phosphors, Eisens u. s. w. wesentlich erweitern und es ist z. B. sehr wahrscheinlich, dass manche Pflanzen die eben genannten oder auch andere Aschenbestandtheile, als organische Verbindungen beziehen müssen, um gut gedeihen zu können.

In allen diesen und ähnlichen Fällen handelt es sich um die Auswahl zwischen verschiedenen Verbindungen desselben

---

1) Compt. rendus, 12. Juni 1893 und 12. Februar 1894.

2) Hellriegel, Unters. über d. Stickstoffnahrung der Gramineen und Leguminosen, 1888, p. 149.

Elementes. Doch ist auch stets die Frage berechtigt, inwieweit ein Element durch ein anderes gedeckt werden kann[1]). Denn wenn ein nöthiges Element auch nicht total ersetzt werden kann, so folgt doch aus der zumeist hyperminimalen Aufnahme, dass eine gewisse Substition möglich ist[2]). Damit stehen auch die Erfahrungen in Einklang, aus denen freilich noch nichts Näheres zu entnehmen ist, die unter andern auch zweifelhaft lassen, ob die Ansammlung des entbehrlichen Natriums durch grössere Mengen von Kalium, die Ansammlung des Strontiums durch Calcium u. s. w. unterdrückt werden kann.

Jedenfalls aber wird auch die Auswahl und die Ansammlung unnöthiger Stoffe durch den Stoffwechsel und die Gesammtthätigkeit regulatorisch gelenkt. Dieses gilt ebenso für solche Körper, welche der Pflanze für gewöhnlich zur Verfügung stehen, wie für solche die ihr normaler Weise nie begegnen. Denn z. B. die specifisch ungleiche Speicherung des Methylenblaus, also auch die Election dieses aus einem Gemische von Farbstoffen, wird doch ganz und gar durch die physiologische Erzeugung derjenigen Stoffe geregelt, welche die Bindung des Methylenblaus in der Zelle besorgen[3]).

Nährwerth und Election der Kohlenstoffverbindungen machen also nur einen, jedoch sehr wichtigen Theil der gekennzeichneten allgemeinen Frage aus. Denn die grösste Menge des zum Betrieb und Aufbau nöthigen Materials haben Kohlenstoffverbindungen zu liefern, deren ungemein mannigfachen atomistischen Verkettungen ein gewaltiges Heer sehr verschiedenartiger Körper repräsentiren. Allerdings wird immer zu berücksichtigen sein, ob und inwieweit in gegebenen Fällen das Bedürfniss nach dem in der Verbindung gebotenen Stickstoff (resp. einem anderen Elemente) entscheidend mitspielt.

---

1) Die auf den Untersuchungen Löw's fussende Annahme Nägeli's (Botan. Mittheil. 1881, Bd. 3, p. 458), bei Pilzen reiche eine der alkalischen Erden aus, ist gleichzeitig durch Molisch (Sitzungsber. d. Wiener Akad., 1894, Bd. 103, Abth. 1, p. 554) und durch Benecke (Ber. d. botan. Gesellschaft, 1894, Generalvers., p. 105) als irrig erwiesen. Ebenso dürfte die vermeintliche Vertretbarkeit des Kaliums durch Cäsium und Rubidium nach Benecke auf Irrthum beruhen.

2) Pfeffer, Physiolog., Bd. 1, p. 248.

3) Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut in Tübingen, 1886, Bd. 2, p. 195.

Für die experimentelle Behandlung unseres Gegenstandes und somit für die Erringung leitender und fundamentaler Gesichtspunkte, gewähren diejenigen Organismen natürlich einen grossen Vortheil, die es verstehen, die von aussen dargebotene organische Nahrung sich leicht und gut nutzbar zu machen. Doch gelten die gleichen generellen Gesichtspunkte für alle Pflanzen. Denn in principieller Hinsicht spielt sich der für Aufbau und Betrieb thätige und nothwendige Stoffwechsel in gleicher Weise in grünen und nicht grünen Pflanzen ab. Der Besitz einer eigenen Fabrik im Chlorophyllorgan, der den Bezug des Zuckers von aussen unnöthig macht, ermöglicht und bedingt für die grüne Pflanze ebensowenig einen anderen Aufbau- und Betriebsstoffwechsel, wie für den Menschen, der als Besitzer einer Zuckerfabrik sich eben den Zucker nicht aus zweiter oder dritter Hand kaufen muss[1]).

Dieser nothwendige Bau- und Betriebsstoffwechsel vollzieht sich ja in jeder Zelle, bei der chlorophyllführenden Pflanze also auch in der Wurzel, die ihre organischen Nährstoffe ebenfalls von aussen, d. h. vom Blatte zugeführt erhalten muss. Aber auch bei dem Pilze kommen nicht nur die von aussen zufliessenden Verbindungen in Frage, sondern ebenso die Producte des eigenen Stoffwechsels, die wiederum an dem Orte ihrer Entstehung, oder fern von diesem, in anderen Zellen wirksam werden können. Dass kann sowohl sogleich nach dem Eintritt, als auch nach langer Ruhe des magazinirten Materiales geschehen. In allen Fällen und in allen Organismen bilden aber Verwendung oder Deckung der eigenen Producte ein wichtiges Moment, das entscheidend und regulirend in dem ganzen Stoffwechselgetriebe mitspielt. Diese wichtigen Verkettungen sind es auch, die in Zeiten des Mangels und der Noth dasjenige Material thunlichst zur Verwendung bringen, welches in besseren Tagen als Capital und Reserve gesammelt wurde.

Um zu kennzeichnen, dass die an Pilzen gewonnenen Erfahrungen in principieller Hinsicht eine generelle Bedeutung haben, dazu dürften diese Bemerkungen vorläufig genügen. Specifischen Fähigkeiten und Eigenheiten begegnen wir sowohl

---

1) Pfeffer, Physiolog., Bd. 1, p. 181; Studien zur Energetik, 1892, p. 202.

bei höheren, als bei niederen Organismen und bei beiden können die Entwickelungsstadien, oder veränderte äussere Verhältnisse die bisherigen Eigenschaften und Erfolge mehr oder weniger modificiren. Mit steigender Gliederung und Arbeitstheilung treten uns auch die Eigenheiten von distincten Organen und von deren Zusammenwirken auffälliger entgegen, doch ändert das im Wesen der Sache nichts, denn schon jede einzelne Zelle ist ein gegliederter Organismus dessen Gesammtleistung als Resultante aus dem Zusammenwirken der aufbauenden Theile entspringt.

Sobald in irgend einem Organismus eine Kohlenstoffverbindung als organische Nahrung ausreicht, so ist damit in jedem Falle angezeigt, dass mit der Verarbeitung dieses Stoffes alle nothwendigen Vorgänge realisirt werden. Denn wenn auch nur einem der unerlässlichen, mannigfachen Processe im lebendigen Getriebe nicht Genüge geleistet wäre, so müssten nothwendig Unregelmässigkeiten und Stillstand eintreten, so gut wie in einer Uhr, in welcher ein Rädchen fehlt oder den Dienst versagt. Theile derselben Kohlenstoffverbindung müssen also zum Aufbau der Eiweissstoffe, andere zur Bildung der Zellhaut oder organischer Säuren u. s. w., wieder andere zum Betriebe der Athmung Verwendung finden. Zwar wissen wir nicht inwieweit für solche und andere Endziele der Umsatz verschiedener Moleküle desselben Stoffes von Anfang an, oder erst aus gemeinschaftlichem Unterbau in andere Bahnen gelenkt wird. Doch einmal muss solche Verschiedenheit eintreten und im allgemeinen dürfen und müssen wir eine Kette gleichsam vorbereitender Operationen und Umsetzungen annehmen. Denn anders ist es wohl nicht zu verstehen, dass ein Pilz die Gesammtheit der für seine Existenz nothwendigen Körper aus ganz verschiedenartigen Verbindungen, also z. B. ebensowohl aus einem Methanderivat (Zucker u. s. w.), als aus einem Benzolderivat (Chinasäure u. s. w.) in gleicher Qualität aufzubauen vermag.

Eine solche Erwägung ist aber für die richtige Würdigung des Zusammenwirkens verschiedener Kohlenstoffverbindungen von hervorragender Bedeutung. Theoretisch könnten also der Pflanze die vorbereitenden Umsetzungen erspart werden, wenn ihr gleichzeitig alle Stoffe in solcher Verbindung zugeführt würden,

dass es nur noch eines letzten Schrittes zur Erreichung des Endziels bedürfte. Doch auch ohne Rücksichtnahme auf ein derartiges optimales Stoffgemisch ist wohl zu verstehen, dass der Nährwerth eines Gemisches von zwei Kohlenstoffverbindungen nicht durch den Einzelnährwerth dieser Körper bestimmt sein muss. Denn sobald ein Körper zwar viele Functionen vortrefflich, aber eine einzige nicht zu befriedigen vermag, ist ein Gedeihen der Pflanze ausgeschlossen, ein solches Gedeihen aber würde mit der Zugabe einer anderen Kohlenstoffverbindung beginnen, die den lahm gelegten Functionen Genüge leistet.

In der That sind auch Beispiele dafür bekannt, dass erst die Vereinigung zweier Kohlenstoffverbindungen Nährwerth verleiht, oder dass diese Vereinigung den Nährwerth mehr oder weniger steigert. Letzteres wird z. B. bei Aspergillus und Penicillium durch die Combination von Pepton und Dextrose erreicht[1]). Diese Vereinigung ist auch u. a. für eine Anzahl solcher Bakterien eine gute Nahrung, welche nicht fortkommen, wenn ihnen allein Pepton oder allein Dextrose (+ Ammonsalz) geboten ist[2]).

Kommt hierbei auch das Stickstoffbedürfniss mit in Frage, so ist doch die Bezugnahme auf diese Beispiele völlig gerechtfertigt, denn Kohlenstoff ist überhaupt nur im Zusammenwirken mit anderen Elementen Nährstoff. Und eines der Ziele welche in diesem Zusammenwirken nothwendig erreicht werden müssen, wenn die Pflanze mit Zucker und Ammonsalz gedeihen soll, ist eben die Synthese von Proteinstoffen. Die mangelnde Befähigung zu solcher Synthese zwingt offenbar die fraglichen Pflanzen, analog wie die die Thiere, Eiweisstoffe, oder als eine brauchbare Vorstufe dieser Pepton, von aussen zu beziehen. Und somit vermögen wir eine bestimmte Function zu bezeichnen, die gleichzeitig neben anderen in denjenigen Organismen sich abspielt, welche mit Zucker und anorganischem Stickstoff gedeihen. Zur Befriedigung aller Functionen ist aber Pepton allein wiederum da nicht befähigt, wo Zucker oder eine andere Kohlenstoffverbindung gleichzeitig geboten werden muss.

---

1) Nägeli, Botan. Mittheil. 1881, Bd. 3, p. 405.

2) Beispiele u. a. bei Beyerinck, Sur l'aliment photogène, 1891, p. 3, 18 (Separat. aus Archiv. Néerlandaises, Bd. 24); Botan. Zeitung 1891, p. 744.

Uebrigens ist auch selbstverständlich, dass über den Nährwerth beim Zusammenwirken der bei isolirter Darbietung gewonnene Erfolg ebensowenig bei Kohlenstoffverbindungen, wie bei Verbindungen von Phosphor oder einem anderen Elemente entscheiden kann. Zahlreiche schlagende Belege für Kohlenstoffverbindungen stehen sicher nur desshalb nicht zu Gebote, weil ausgedehnte Studien mit specieller Rücksichtnahme auf unsere Fragestellung bisher nicht angestellt wurden. Ein Beispiel liefern u. a. die (p. 223) mitgetheilten Erfahrungen mit Penicillium glaucum. Denn für diesen Pilz, auch für das bereits angewachsene Mycelium, hat L.-Weinsäure kaum Nährwerth, während diese Säure bei Gegenwart von R.-Weinsäure allmählich in erheblicher Menge und sicherlich nutzbringend in den Stoffwechsel gerissen wird.

Verständlich ist der günstige Erfolg, den eine minimale Zugabe von Zucker zu Aussaaten von Aspergillus, Penicillium u.s.w. auf Essigsäure, Milchsäure, Glycerin u. s. w. hat. Diese und manche andere Stoffe sind nämlich eine schlechte oder selbst unzureichende Nahrung für die Jugendstadien dieser Pilze, für die sie aber fernerhin eine besser ernährende Kohlenstoffquelle abgeben (vergl. p. 217).

Mit einiger Wahrscheinlichkeit kann wohl angenommen werden, dass bei dargebotener Auswahl für die Befriedigung eines bestimmten Einzelprocesses gerade diejenige Kohlenstoffverbindung mit Vorliebe nutzbar gemacht wird, welche am leichtesten in den auf diese Befriedigung abzielenden Stoffwechsel des gegebenen Organismus gerissen wird, denn dieses Princip tritt uns im Allgemeinen auch bei Umsetzungen in todten Massen entgegen.

Finden also zwei der Stoffwechselprocesse durch zwei der hinzutretenden Körper in sehr ungleichem Grade Befriedigung, so ist eine gegenseitige Deckung nicht zu erwarten. So ist es wohl zu deuten, dass Dextrose neben Pepton vollständig aufgezehrt wird (Tab. III). Voraussichtlich ist auch die umgekehrte Deckung nicht möglich, da wahrscheinlich das Pepton das Ammonsalz in analoger Weise schützt, wie dieses bei den Stickstoffbakterien die Assimilation des freien Stickstoffs deprimirt (p. 230).

Wir haben aber weder einen genügenden Einblick in die Einzelfunctionen des Stoffwechsels, noch wissen wir inwieweit gerade dieser oder jener Stoff besonders günstig für die Be-

friedigung einer der Functionen ist. Und bei solcher Sachlage muss deshalb unser Streben umgekehrt dahin gerichtet sein, aus Erfahrungen über Ernährung und Election die Einzelvorgänge des Gesammtstoffwechsels zu präcisiren.

Vielleicht hängt es mit einer bevorzugten Befriedigung einer Einzelfunction zusammen, dass die schlechter ernährende Essigsäure so energisch neben Dextrose verzehrt wird, obgleich kleine Mengen dieser nicht durch viel Essigsäure gedeckt werden. Wenn die fragliche Function, mag sie Athmung oder ein anderer Process sein, relativ grosse Quantitäten beschlagnahmt, so ist der verhältnissmässig ansehnliche Verbrauch von Essigsäure wohl verständlich.

Eine gelungene Deckung, wie die des Glycerins durch Dextrose oder Pepton, würde aber darauf hinweisen, dass alle Functionen durch den schützenden Körper leichter befriedigt werden.

In aller Strenge ist freilich nicht zu erwarten, dass eine Kohlenstoffverbindung ausschliesslich zum Unterhalt der Athmung, eine andere zum Aufbau von Eiweiss oder von Zellhaut u. s. w. dient, wenn es auch möglich erscheint, dass es mit der Zeit gelingt, diejenigen Stoffwechselproducte zu kennzeichnen, welche zunächst in einer der obigen oder in anderen Functionen in Verwendung kommen. Sicherlich handelt es sich aber in den auf mannigfache Functionen berechneten Processen zum guten Theil nicht um ein selbständiges Nebeneinander, sondern um ein unlösbares Miteinander und der Athmungsprocess hat gewiss nicht allein die Aufgabe Energie für den Betrieb zu liefern, sondern auch unter mannigfachen Spaltungen bestimmte nutzbare Stoffwechselproducte herzustellen.

Auch darf nicht vergessen werden, dass die obige, an die Partialfunctionen anknüpfende Interpretation nicht schlechthin und allgemein gefordert werden kann. Denn eine Vereinigung von zwei Kohlenstoffverbindungen kann dann nützlich sein, wenn beide an demselben Orte und für gleiche Ziele Verwendung finden, so wie auch die Mischung von zwei Brennmaterialien Vortheil gewähren kann.

Entscheidend für den Erfolg sind in jedem Falle die Wechselwirkungen in den specifisch verschiedenen Protoplasten

und ohne eine tiefere Einsicht in diese Wechselwirkungen dürften auch die wahren Gründe nicht aufzudecken sein, welche Nährwerth und Election bedingen. Für das Studium aber ist es erschwerend, dass der im Organismus gegebene Complex keine Constante ist, vielmehr sowohl im Laufe seiner Entwickelung, als auch unter äusseren Einflüssen seine Eigenschaften ändern kann[1]). Von einer solchen Verschiebung der Thätigkeiten und Fähigkeiten geben die äusserlich hervortretenden Wachsthums- und Bewegungsvorgänge im Allgemeinen leichter Kunde, doch wird der Stoffwechsel sicherlich in einem nicht minderen Grade in Mitleidenschaft gezogen.

An dieser Stelle kann ich freilich nicht näher auf dieses wichtige Thema eingehen, doch will ich wenigstens einen besonders durchsichtigen Fall hervorheben, nämlich die Eigenschaft verschiedener Organismen in regulatorischer Weise Enzyme zu produciren resp. zu secerniren[2]). Beginnt z. B. die Secretion von Diastase mit Herabminderung des Zuckergehalts, so gewinnt erst mit Mangel an diesem Nährstoff der Organismus die Fähigkeit die gleichzeitig dargebotene Stärke sich dienstbar zu machen. Der als Reiz wirksame Mangel erweckt also eine schlummernde potentielle Fähigkeit, und vor Entfaltung dieser Eigenschaft kam die Stärke als Nahrung und für Election überhaupt nicht in Betracht.

Ein Körper, welcher seinen Weg nicht in den Protoplasten findet, ist überhaupt vor der Verarbeitung geschützt. Die diosmotischen Eigenschaften werden aber sicherlich durch mannigfache Eingriffe modificirt, und vielleicht wirken Nährstoffe und chemische Reize vielfach regulirend auf die Aufnahmethätigkeit[3]). Mit solchen und noch anderen Mitteln könnte also sehr wohl der beste Nährstoff, gleichviel ob er im Zellsaft oder in der umgebenden Flüssigkeit vorhanden ist, gedeckt werden und aus

1) Vergl. Pfeffer, Die Reizbarkeit d. Pflanzen, 1893, p. 22. Separat. a. d. Verhandl. d. Gesellsch. deutsch. Naturforsch. u. Aerzte.

2) Wortmann, Zeitschrift f. physiol. Chemie, 1882, Bd. 6, p. 287; Fermi, Centralbl. f. Bakteriol., 1891, Bd. X, p. 405 und 1892, Bd. XII, p. 714; Beyerinck, Centralbl. f. Bakteriol., 1895, II. Abth., Bd. I, p. 226; Brown und Morris, Botan. Zeitung, 1892, p. 464.

3) Vergl. Pfeffer, Zur Kenntniss d. Plasmahaut und Vacuolen, 1890, p. 280.

gar vielen Rücksichten mag es in gegebenen Fällen für die Gesammtökonomie in der Pflanze von wesentlichem Belange sein, dass der scheinbar minderwerthige Nährstoff den besseren zu schützen vermag, auf dessen Conservirung für fernere Zeiten es thatsächlich öfters ankommt.

Uebrigens ist bei dem wechselseitigen Bedingtsein in jedem Reizerfolg der durch Wachsen und Bewegen kenntlich wird auch eine Auslösung in Bezug auf den Stoffwechsel gekennzeichnet. Gar zahlreich aber sind auch die von Qualität und Menge des Stoffes abhängigen Reizwirkungen, unter denen es ebenfalls solche giebt, die localisirte oder generelle Thätigkeit erst erwecken. Letzteres ist ja der Fall, wenn chemische Reize zur Auslösung der Wachsthumsthätigkeit nothwendig sind[1]). Im Grunde ge-

---

1) In der Regulation der Thätigkeit spielen chemische Reize sicherlich eine sehr ausgedehnte Rolle. Offenbar beruht es auch auf chemischer Reizwirkung, dass die Samen von Orobanche (Koch, Entwickelungsgeschichte d. Orobanchen, 1887, p. 3) und von Lathraea (Heinricher, Ber. d. Botan. Gesellsch., 1894, Generalvers., p. 126) nur auf Wurzeln von Nährpflanzen keimen und voraussichtlich kommt Aehnliches bei Pilzen mehrfach vor (vergl. de Bary, Vergl. Morpholog. u. Biologie d. Pilze, 1884, p. 376).

In solchen erst veranlassenden oder nur regulirenden Reizen dürfte es sich zum Theil um Körper handeln, welche der Organismus nicht nothwendig bedarf. In der That scheinen sehr verschiedene Stoffe unter Umständen eine gewisse Beschleunigung der Thätigkeit verursachen zu können. Schon Raulin (Annal. d. scienc. naturell., 1869, V. Ser., Bd. 11, p. 252) beobachtete bei Ernährung von Aspergillus niger mit Zucker und Weinsäure eine nicht unerhebliche Steigerung des Erntegewichts durch Zugabe kleiner Mengen von Zink, Mangan u. s. w. Wir erhielten ein ähnliches Resultat mit Aspergillus und mit Penicillium, wenn dem ernährenden Glycerin ein wenig von den genannten Metallen oder von Kobalt zugesetzt war.

Indess auch andere Thätigkeiten des Stoff- und Kraftwechsels werden offenbar durch kleine Mengen verschiedener, besonders auch giftiger anorganischer und organischer Körper beschleunigt. Dahin zählt die Beschleunigung der Alkoholgährung, welche H. Schulz (Pflüger's Archiv f. Physiolog., 1888, Bd. 42, Heft 11 u. 12), Biernatzky (ebenda, 1891, Bd. 49, p. 112), Krüger, Effront u. A. beobachteten; die Beschleunigung der Milchsäuregährung von der Richet (Compt. rendus, 1892, Bd. 114, p. 1494) berichtet u. s. w.

Solche und ähnliche Erfolge entspringen offenbar verschiedenen Ursachen. Theilweise dürfte es sich um physiologische Gegenreactionen handeln, die z. B. auch eine Steigerung der Athmung, der Plasmaströmung etc. bei schädlichen und anderen Eingriffen hervorrufen können. In anderen Fällen mögen einfachere chemische Reactionsbeschleunigungen vorliegen, wie in den katalytischen Wirkungen

nommen zählt auch hierher, dass Kalium oder Phosphorsäure die Thätigkeit da hervorruft, wo Mangel eines dieser Elementarstoffe den Stillstand bedingt hatte. Denn das Kalium, welches selbst in den Stoffwechsel gerissen wird, giebt zugleich Veranlassung, dass die gesammte vitale Thätigkeit entfaltet wird[1]).

Umgekehrt vermögen auch Stoffe durch ihre Gegenwart schon in geringer Menge oder erst bei grösserer Anhäufung die Thätigkeit zu hemmen oder zum Stillstand zu bringen und hier-

(vergl. hierüber Ostwald, Grundriss der allgem. Chem., 1890, 2. Aufl., p. 355). Die Zuführung eines nothwendigen oder auch nur in den Stoffwechsel gerissenen Körpers kommt in dem schon im Text angedeuteten Sinne in Betracht, doch kann Hand in Hand mit solcher Wirkung noch ein anderer Einfluss gehen, wie das z. B. für Eisen wahrscheinlich ist.

Natürlich wird jede Reaction nur bis zu einem gewissen Grenzwerth steigen, bei weiterer Zuführung des Stoffes aber verlangsamt werden, gleichviel ob das Maximum schon bei geringer oder erst bei höherer Dosis erreicht wird. Dabei ist ferner zu beachten, ob es sich nur um eine vorübergehende oder um eine anhaltende Reaction handelt. Die Pilze scheinen nach unseren Beobachtungen, besonders wenn sie auf mässige Nährstoffe angewiesen sind, bei Zugabe von Zink u.s.w. ökonomischer zu arbeiten, d. h. z. B. bei gleichem Glycerinverbrauch ein höheres Erntegewicht zu erzielen.

1) Bei physiologischen Auslösungen kommt es häufig vor, dass der auslösende Stoff mit in den Stoffwechsel gerissen wird oder dass in anderer Weise der auslösende Anstoss einen Energiezuwachs in die Reizreaction trägt (wie das auch schon in meiner Physiologie und in meinem Vortrag über Reizbarkeit 1893 berührt wurde). Eine solche Beziehung gehört aber nicht zum Wesen der Auslösung. In der That liessen sich leicht sehr zahlreiche Beispiele anführen, in welchen der auslösende Anstoss keine Energie der ausgelösten Action zufügt. Es möge hier der Hinweis auf die katalytischen Wirkungen genügen, in welchen der veranlassende Stoff (Säure, Platin u. s. w.) unverändert bleibt, während z. B. eine Summation der auslösenden und ausgelösten Energie vorliegt, wenn eine Dynamitpatrone zur Entzündung einer umhüllenden Pulvermasse verwandt wird.

Es ist also jedenfalls irrig, wenn Hüppe (Ueber d. Ursachen d. Gährungen u. Infectionskrankheiten, in Verhandl. d. Gesellsch. deutscher Naturforsch. u. Aerzte, 1893, p. 154) ganz generell und als unerlässliche Bedingung fordert, dass in die ausgelöste Action eine gewisse Quantität der auslösenden Energie stets hineingetragen werde. Anders kann ich wenigstens nicht die Ausführungen Hüppe's verstehen, nach welchen die auslösende Energie stets als Quantität in der Reaction vertreten sein soll. Denn dass jeder auslösende Anstoss an sich irgend einen Energiewerth besitzt, ist selbstverständlich und ebenso ist allgemein bekannt, dass bei Organismen und Anorganismen sehr häufig und aus guten Gründen eine quantitative Beziehung zwischen der Energie der auslösenden und ausgelösten Action besteht (Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. 1, p. 4).

durch auf die Election zu influiren. Dahin zählt u. a. die Regulation durch die eigenen Producte, welche auffällig uns entgegentritt, wenn die Anhäufung der durch Gährung entstandenen Stoffe (Säure, Alkohol etc.) die vitale Thätigkeit lahm legt.

Aus allen diesen und noch anderen Gründen liegt in der selbstregulatorischen Lenkung des Stoffwechsels und in der mit dieser Regulation verketteten Election ein in causaler Hinsicht sehr verwickeltes Problem vor. Doch welche besondere Ursachen in jedem einzelnen Falle massgebend sein mögen, die relative und absolute Menge der zur Verfügung stehenden Stoffe ist immer von wesentlicher Bedeutung und in unseren Versuchen mit Pilzen ergab sich ebenfalls die Deckung als eine Function der Masse.

Aus einem solchen Verhältniss folgt aber durchaus nicht, dass es sich in den hier berührten Fällen einfach um eine Sättigung von Affinitäten nach Massgabe der grösseren Verwandtschaft handelt. Denn auch in den meisten Reizvorgängen wird die Reaction mit Zunahme der auslösenden Action, also auch des einwirkenden Stoffes, in irgend einem positiven oder negativen Sinne gesteigert.

Jedoch auch ohne Aufhellung der näheren Ursachen ist es von hoher physiologischer Bedeutung, die Abhängigkeit des Verlaufs des Stoffwechsels von der Menge der dargebotenen Körper zu präcisiren, und fernere Studien mit Pilzen werden ohne Zweifel noch viele interessante Thatsachen aufdecken.

Für die gedeihliche Entwickelung und für die Erhaltung ist überhaupt eine regulatorische Lenkung des Stoffwechsels und Kraftwechsels unerlässlich, und eine derartige Regulation in Abhängigkeit von den dargebotenen Nährstoffen oder von den eigenen Producten tritt uns auch überall klar und deutlich entgegen. Allgemein hängt ja das Gedeihen von ausreichender Zufuhr ab und diese hinwiederum wird durch den Consum geregelt, gleichviel ob es sich um Aufnahme von aussen oder um Lenkung der mobilisirten Reservestoffe nach den Orten der Verarbeitung handelt. Zu solcher Mobilisirung der Reservestoffe, die jeder Zeit durch Nahrungsmangel herbeiführbar ist, kommt es aber nicht, so lange das Bedürfniss durch anderweitige Zufuhr von Nahrung genugsam gedeckt ist. Bei den Phanerogamen geschieht

dieses durch die von den Blättern ausgehenden Assimilate oder, wenn wir wollen, durch die im Chlorophyllapparat zersetzte Kohlensäure.

Analoge Verhältnisse bedingen es ferner, dass Hefe den selbst gebildeten Alkohol, Citromyces die Citronensäure, dass Pilze überhaupt die Eigenproducte vielfach verschonen, so lange Zucker oder der deckende Nährstoff genugsam zur Verfügung steht. In gleichem Sinne wie die von aussen zugeführten Stoffe kommen auch die Eigenproducte als reale Existenzen in Betracht, gleichviel ob sie normal secernirt oder in der Pflanze magazinirt werden. Und wenn ein verarbeitbarer Körper zur Entstehung kommt, so ist eben damit angezeigt, dass er selbst im status nascendi unter den obwaltenden Verhältnissen nicht der Verarbeitung anheimfiel, dass ihn also die ausreichende Zufuhr der gebotenen Nährstoffe zu schützen vermochte, denn ohne die genügende Deckung käme dieser Körper überhaupt nicht zur Entstehung. Auch noch an anderen Beispielen liesse sich erläutern, wie Election und Deckung in verschiedener Weise die Qualität oder auch die Quantität der Stoffwechselproducte beeinflussen können.

Die entstehenden Producte wirken aber ihrerseits wiederum regulirend auf den Stoffwechsel und wenn die in diesem dauernd entstehenden Producte nicht beseitigt werden, muss die Thätigkeit schon aus räumlichen Rücksichten in endlicher Zeit zum Stillstand kommen. Eine solche Hemmung durch Kohlensäure kommt nur deshalb nicht zu Wege, weil dieser gasförmige Körper dauernd in das Luftmeer entführt wird. Organismen aber, welche Säuren, Alkohol u. s. w. secerniren, sorgen in einer endlichen Flüssigkeitsmenge automatisch für eine Grenze ihres Schaffens.

Aber auch jede Zelle vermag nur ein gewisses Quantum gelöster und ungelöster Stoffe aufzustapeln und zuweilen setzt schon eine geringe Menge der ferneren Anhäufung oder Bildung eine Grenze. Mit der Beseitigung sind dann wieder die Bedingungen für eine Neubildung bis zum Gleichgewichtszustand geschaffen, und an verschiedenen Stellen habe ich nachdrücklich hervorgehoben, dass gerade solche Massenwirkungen, d. h. solche Reactionen, deren Continuität von der Beseitigung der Producte

abhängt, eine überaus hervorragende Rolle in der Erreichung der Ziele und der Regulationen im Stoffwechsel spielen[1]).

Natürlich muss von Fall zu Fall entschieden werden, welcher Combination und Verschlingung von Factoren der Erfolg entspringt. Und wenn zur Zeit eine nach allen Seiten und in alle Tiefen vollständige causale Aufhellung nicht möglich ist, so gestatten doch unsere Erfahrungen mit Pilzen wenigstens einige Einengungen und Präcisionen.

So werden die von uns beobachteten Thatsachen sicher nicht durch eine entsprechende regulatorische Lenkung der Aufnahmefähigkeit verursacht, d. h. Glycerin wird durch Dextrose oder Pepton gedeckt, obgleich es neben letzteren im Protoplasten zur Verfügung steht. Aus allen Versuchen mit Aspergillus und Penicillium geht unmittelbar hervor, dass Glycerin auch bei Gegenwart von viel Dextrose seinen Weg in die Zelle findet, und dass diese Aufnahme sich schnell genug vollzieht, um eine energische Verarbeitung zu gestatten, das beweisen die Experimente, in welchen der Glycerinverbrauch mit sinkendem Dextrosegehalt sehr hohe Werthe erreicht. Uebrigens scheint Glycerin sogar schneller zu diosmiren als Dextrose[2]). Letztere dürfte wiederum dem Pepton überlegen sein, das sogar noch besser das Glycerin deckt und schnell genug eindringt, um als einzige Kohlenstoffquelle dem Bedürfnisse einer kräftig heranwachsenden Pilzdecke zu genügen[3]).

---

1) Vergl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. 1, p. 313; Beiträge zur Kenntniss d. Oxydationsvorgänge, 1889, p. 463. — In sehr anschaulicher Weise demonstriren auch die von Hansteen (Pfeffer, Sitzungsber. d. Sächs. Gesellschaft d Wissenschaft, 1893, p. 421) ausgeführten Untersuchungen über Entleerung von Endospermen solche Massenwirkung. Auch in diesem Falle sind übrigens in causaler Hinsicht die im Text angedeuteten und noch andere Verhältnisse zu beachten. Man vergesse auch nicht, dass bei Rückführung eines Vorganges auf ein Enzym nur eine nähere Ursache fixirt ist, denn schon die Herkunft, die regulatorische Production u. s. w. des Enzymes sind Probleme, welche eine Summe weiterer Fragen stellen.

2) Pfeffer, Zur Kenntniss der Plasmahaut und Vacuolen, 1890, p. 285.

3) Ueber Mechanik der Stoffaufnahme vergl. Pfeffer, Zur Kenntniss der Plasmahaut und der Vacuolen, 1890, p. 133 und die dort cit. Literatur. — Schon in den „Osmotischen Untersuchungen, 1877“ betonte ich, dass die diosmotische Aufnahme nicht schlechthin von der Grösse der Moleküle abhängt, und weitere

Aus der Verarbeitung von Dextrose neben Essigsäure, aus der Unfähigkeit dieser kleine Mengen von Dextrose zu schützen, folgt sogleich in unzweideutiger Weise, dass die früher besprochenen Resultate nicht durch eine ungleiche Aufnahmefähigkeit beider Stoffe bedingt werden. Dasselbe gilt für die R.- und L.-Weinsäure. Denn auch bei diesen handelt es sich immer nur um eine relative Deckung, und die isolirt dargebotene L.-Weinsäure ist also trotz des Eindringens für Penicillium fast ohne Nährwerth. In diosmotischer Hinsicht dürften überhaupt beide Säuren gleichwerthig sein (vergl. p. 222) und dem entspricht, dass durch gleich verdünnte Lösungen der freien Säuren blaue Zellsäfte gleich schnell geröthet werden.

In diesen Fällen könnte also die Ursache der Deckung einfach darin begründet sein, dass es zur Inanspruchnahme des weniger leicht zugänglichen Körpers so lange nicht kommt, als das Stoffwechselbedürfniss durch ausreichende Zufuhr des leichter beschlagnahmten Körpers in jedem Augenblicke volle Befriedigung findet. In analoger Weise kann z. B. auch ausserhalb des Organismus ein minder oxydabler durch einen oxydableren Körper geschützt werden, wenn durch letzteren die gesammten Affinitäten der hinzutretenden Sauerstoffmenge jeder Zeit voll befriedigt werden.

Unter solchen Umständen ist, in Einklang mit unseren Erfahrungen, eine Deckung des Glycerins erst zu erwarten, wenn die Dextrose in der umgebenden Flüssigkeit in genügender Dichte vorhanden ist. Bei ausreichender Concentration hat dann weder eine weitere Zugabe von Dextrose, noch von Glycerin eine beschleunigte Entwickelung der Pilzdecke zur Folge. Man könnte also erwarten, dass unter diesen Umständen eine Steigerung des Glyceringehaltes ohne wesentlichen Belang sein dürfte. Wenn aber, wie es unsere Versuche vermuthen lassen, trotzdem eine Steigerung zu einem nicht unerheblichen Consum an Glycerin führt, so würde damit wahrscheinlich werden, dass noch andere Momente in dieser Election regulatorisch mitwirken.

---

empirische Belege hierfür habe ich fernerhin beigebracht (Unters. a. d. botan. Institut in Tübingen, 1888, p. 299). Neuerdings kam auch Tamman zu demselben Schlusse (Zeitschrift f. physikal. Chemie, 1892, Bd. 10, p. 255).

Auch lassen die Erfahrungen mit Pepton + Glycerin vermuthen, dass Deckung schon vor Herstellung der optimalen Concentration, also schon dann erreicht sein kann, wenn eine Vermehrung des Peptons die Entwickelung der Pilzdecke beschleunigt. Wenigstens genügten bereits 2,27 % Pepton zum Schutze von 0,78 % Glycerin, obgleich eine Erhöhung des Peptons auf 4,5 % das Erntegewicht von 0,8 auf 1,4 g erhöhte. Vielleicht deutet dieses darauf hin, dass im Stoffwechsel ähnliche Accomodationsverhältnisse obwalten wie in der Athmung. In dieser kommt nämlich bei starker Depression des Sauerstoffgehaltes zunächst intramolekulare Athmung zur Geltung, die aber allmählich ausklingt, indem, unter Accomodation an die neuen Verhältnisse, das Sauerstoffbedürfniss tiefer gestimmt, die Athmungsthätigkeit also verlangsamt wird[1]).

Eine Deckung des Glycerins kennzeichnet zugleich, dass die Umsetzung dieses Stoffes gänzlich unterblieb, da Aspergillus und Penicillium bei Ernährung mit Dextrose oder Pepton kein Glycerin produciren[2]). Handelt es sich aber um eine Kohlenstoffverbindung, die der Organismus sowohl zu formiren als zu zertrümmern vermag, so ist trotz der Constanz ein dauernder Umsatz möglich. Doch können deshalb sehr wohl bestimmte Moleküle von Stärke, Zucker, Eiweissstoffen u. s. w. intact als Reserven verharren, so dass deren Verarbeitung in Wirklichkeit erst beginnt, wenn dazu eine Veranlassung durch Störung des bisherigen Gleichgewichtszustandes herbeigeführt wird.

Denn ein Erwecken von potentiellen Fähigkeiten tritt uns im lebendigen Schalten und Walten in der mannigfachsten Weise entgegen und Niemand wird z. B. in Zweifel darüber sein, dass Wurzeln oder Sprosse an Stengel- oder Wurzelstecklingen als wirkliche Neubildungen erscheinen, auf deren Formirung unter den bisherigen Verhältnissen überhaupt nicht hingearbeitet wurde.

Ohne Zweifel wird aber auch häufig der Stoffwechsel in neue Bahnen einlenken, und sprechende Zeugnisse dafür liefert die bedingungsweise Bildung von manchen Farbstoffen, Giften

---

1) Stich, Flora 1891, p. 12.

2) Auch bei Ernähren von Pflanzen mit Oel trat kein Glycerin auf (R. H. Schmidt, Flora 1891, p. 304), und es dürfte also in diesem Falle das Glycerin mit oder nach der Abspaltung consumirt werden.

und anderen Stoffen, die, einmal gebildet, unverändert verharren. Ebenso mögen völlig intact solche Eigenproducte ruhen, zu deren Mobilisirung und Verwendung die Bedingungen vielleicht überhaupt erst unter anderen Verhältnissen geschaffen werden.

Um allen Anforderungen in guten und schlechten Lebenslagen in zureichender Weise gerecht werden zu können, ist es geradezu eine Nothwendigkeit, dass die Stoffwechselthätigkeit nicht nur in quantitativer, sondern auch in qualitativer Weise modificirbar ist. Dasselbe geschieht ja ebenfalls in jeder Fabrik, die in Accomodation an die obwaltenden Umstände mit demselben Personale und Apparate verschiedene Mengen und auch verschiedene Verbindungen herstellt. Was hier Menschen vermögen und thun müssen, um in der Concurrenz zu bestehen, das darf man wohl billig auch dem so ungemein mannigfach reagirenden Organismus zugestehen, und nur mangelnde physiologische Umsicht kann versuchen, das undurchsichtige Getriebe des Stoffwechsels in eine unter allen Verhältnissen gleiche Bahn, in das Procrustesbett einer einseitigen menschlichen Vorstellung einzuzwängen.

Dieser Excurs schien am Platze, da auch die Election nur ein Glied in der regulatorischen Lenkung des Stoffwechsels ist. Ohne zureichende Beachtung des Zusammenwirkens der Nahrung und der Producte ist an ein Verständniss der realen Umsetzungen im Organismus nicht zu denken. Doch darf man auch nie vergessen, dass schon die Productionsthätigkeit an sich verschieden sein kann, dass also eine Variation in den Erzeugnissen nicht schlechthin in veränderter Consumirung und Deckung begründet sein muss[1]).

Ein principieller Unterschied besteht aber auch hinsichtlich des Stoffwechsels nicht zwischen höheren und niederen Pflanzen und unsere Betrachtungen haben somit generelle Bedeutung. Auch beeinflussen sich schon durch Beschlagnahme von Nahrung

---

1) U. a. ist es auch nicht nöthig, dass in den Pflanzen zunächst optisch inactive Substanzen und erst durch deren Spaltung optisch active erzeugt werden. Diese verschiedentlich aufgetauchte Annahme, welche sich an die durch Mikroorganismen erzielbaren Spaltungen kettete, hat auch E. Fischer (Ber. d. chem. Gesellsch., 1894, p. 3231) neuerdings fallen lassen. Uebrigens würde die Frage für manche Fälle mit aller Sicherheit entscheidbar sein.

und durch Secrete die disjunct lebenden Organismen. Doch gestalten sich natürlich mit mannigfacher Ausgestaltung und Arbeitstheilung die Wechselwirkungen vielseitiger und verwickelter.

Es liegt indess nicht in meiner Absicht auf die möglichen Ursachen und Verkettungen hinzuweisen, durch welche das regulatorische Zusammenwirken benachbarter und ferngelegener Organe gesichert und z. B. erreicht wird, dass die normale oder modificirte Thätigkeit in der Krone eines Baumes auch in der Wurzel ihren Wiederhall findet. Einige einfachere Verhältnisse wurden übrigens schon gestreift und allgemein ist auch mit der Massenwirkung ausgesprochen, dass Mangel und Ueberfluss regulatorisch eingreifen, dass im Allgemeinen ein Bedürfniss die auf Befriedigung dieses Bedürfnisses hinarbeitenden Constellationen hervorruft.

Neue Verhältnisse sind auch geschaffen, wenn die bisherige Zufuhr von Nahrung versiegt. Durch den Mangel werden dann Körper in den Stoffwechsel gezogen, die bisher ganz oder theilweise geschont wurden, bis endlich die erreichbare Nahrung nicht mehr ausreicht und die Pflanze den Hungertod stirbt. Thatsächlich sind bis dahin in der Pflanze, wie im Thiere, nicht nur prädestinirte Reserven, sondern auch solche Körper in den Umsatz gerissen, die unter normalen Verhältnissen intact geblieben wären. Doch erlischt natürlich das Leben bereits, wenn die eigentliche Baumasse des Körpers nur beschränkt angegriffen und der eben auch unerlässliche Turgor nur auf ein geringeres Maass gesunken ist.

Nach früher Gesagtem ist es selbstverständlich, dass solche Zwangslagen zwar ungemein werthvoll sind, um potentielle Fähigkeiten zu kennzeichnen, dass aber mit denselben nicht schlechthin das normale Geschehen unter andern Verhältnissen charakterisirt ist. Das gilt ebenso gut für den Stoffwechsel, wie für andere Thätigkeiten. Und in Bezug auf die Production von Wurzeln, Callus u. s. w. lässt das durchsichtige Bild keinen Zweifel darüber, dass potentielle Fähigkeiten in Action traten, welche in der intacten Pflanze vielleicht nie zum Erwachen gekommen wären. Was in einem gegebenen Falle massgebend, das ist freilich nicht leicht zu entscheiden. Doch walten analoge Verhältnisse sicherlich im Getriebe der höheren Pflanzen, und für Pilze wurden in der bedingungsweisen Production von Diastase,

sowie in der absoluten Deckung des Glycerins Fälle namhaft gemacht, in welchen eine potentielle Fähigkeit durch die Darbietung eines Nährstoffes völlig unterdrückt war.

In solchem Sinne wurde die Sachlage auch schon früher von mir aufgefasst und z. B. in Bezug auf dass allgemeine Auftreten von Amiden in verdunkelten grünen Pflanzen besprochen[1]). So weit hierbei die sistirte Zufuhr der im Lichte gebildeten Kohlehydrate in Frage kommt, walten ähnliche Verhältnisse ob, wie in einem Pilze, dem die bisherige Zufuhr von Zucker abgeschnitten wird. Nunmehr wird das in der Nährflüssigkeit gebotene Eiweiss in weit ausgedehnterem Maasse angegriffen als zuvor. Dabei treten Ammoniak und andere Zertrümmerungsproducte auf, welche sich bis dahin in der Flüssigkeit nicht oder doch in geringerer Menge bemerklich machten, während bei Gegenwart von Zucker nur ein Theil der Bedürfnisse durch Proteïnstoffe gedeckt werden musste[2]). Ebenso mögen auch in höheren Pflanzen mit Entziehungen des Lichts bestimmte Zertrümmerungen erst neu beginnen oder doch in andere Bahnen gelenkt werden. Und diese Erwägungen bleiben zu vollem Rechte bestehen, wenn, wie nicht zu bezweifeln, ein dauernder Eiweissumsatz auch zu den nothwendigen Functionen unter normalen Ernährungsverhältnissen gehört.

In dieses Gebiet gehört auch, um noch ein Beispiel zu nennen, die modificirte Thätigkeit, welche die Entziehung von Sauerstoff zur Folge hat. Da sogleich nach solcher Entziehung des Sauerstoffs die intramolekulare Athmung an Stelle der normalen Athmung tritt, so muss entweder mit Sistirung der letzteren eine bis dahin schlummernde Fähigkeit in Action treten oder es müssen dieselben Affinitäten, welche den neutralen Sauerstoff in den Stoffwechsel rissen, bei Nichtbefriedigung auf diesem Wege zu den Processen der intramolekularen Athmung führen[3]).

---

1) Pfeffer, Physiolog., Bd. I, p. 298.

2) Ueber die Verhältnisse im Thierkörper vergl. Pflüger, Archiv f. Physiolog., 1892, Bd. 52, p. 322.

3) Näheres Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut in Tübingen, 1885, Bd. 1, p. 663.

Einiges über den Nährwerth der Kohlenstoffverbindungen.

Mit Vertiefung unserer Kenntnisse über die Causalität des Stoffwechsels wird auch die Election mehr und mehr als ein Ausdruck der regulatorischen Thätigkeit verständlich werden. Zur Zeit sind aber diese Voraussetzungen nicht erfüllt und schon dieserhalb ist es es nicht geboten, an dieser Stelle ein Bild dessen zu entrollen, was wir heutzutage über die bedingenden und lenkenden Ursachen des Stoffwechsels wissen. Da wir aber die Election in Zusammenhang mit dem Nährwerth der Kohlenstoffverbindungen bringen mussten, so dürfte es, zur Vermeidung von Missverständnissen, wohl geboten sein einen kurzen orientirenden Blick auf die Beziehungen zwischen ernährender und chemischer Qualität zu werfen. Aus den schon früher hervorgehobenen Gründen müssen wir wiederum vorwiegend auf die Pilze reflectiren, deren Lebensweise und Fähigkeiten es erlauben, verschiedenartige Kohlenstoffverbindungen auf ihren Nährwerth zu prüfen.

Je mehr solche Studien auf Organismen mit verschiedenen Lebensgewohnheiten ausgedehnt werden, um so zahlreicher treten specifische Eigenheiten hervor, deren auch schon in den vorigen Abschnitten mehrfach gedacht wurde. Dem entsprechend lehren bereits die vorliegenden Erfahrungen in klarster Weise, dass sich in Bezug auf den Nährwerth eine Reihenfolge von einiger Giltigkeit für die Gesammtheit der Organismen nicht aufstellen lässt. Denn abgesehen davon, dass der eine Organismus mit gar vielen, der andere mit nur wenigen Kohlenstoffverbindungen fortkommt, rangirt vielleicht in dem einen Falle als ein optimaler Nährstoff ein Körper, welcher den anderen Organismus kaum oder gar nicht zu ernähren vermag und umgekehrt.

Ja es giebt wahrscheinlich überhaupt keine Kohlenstoffverbindung, mit der jede Species ernährt werden kann. Denn bei nicht wenigen Arten versagt Zucker oder Pepton, und selbst die gewöhnlich so günstige Vereinigung dieser Stoffe vermag zwar sehr viele, jedoch nicht alle niedere Pflanzen zu ernähren. Einer analogen Sachlage begegnen wir übrigens, sobald wir unsere Blicke auf andere Anforderungen und Besonderheiten

der verschiedenen Organismen lenken, und selbst der einst so felsenfeste Glauben, dass ohne den Eingriff des freien Sauerstoffs, ohne die normale Athmung, Leben unmöglich sei, hat sich als Irrthum erwiesen. Bei aller Mannigfaltigkeit im einzelnen umschlingen aber doch gewisse gemeinsame Fundamente das physiologische Getriebe fremdartiger Wesen, und es wurde auch schon darauf hingewiesen, dass kein principieller Unterschied im Stoffwechsel chlorophyllführender und chlorophyllfreier Pflanzen oder Thiere besteht.

Jedenfalls muss ein Organismus, um gedeihen zu können, befähigt sein aus der zur Verfügung stehenden Nahrung die nothwendigen Baustoffe zu formiren. Und da schliesslich der Ursprung der Betriebskraft auf chemische Energie zurückführt, so muss zum Gewinne dieser ein gutes Theil der eingeführten Nahrung geopfert werden, während aus einem anderen Theile die im Aufbau des Körpers betheiligten Stoffe hervorgehen[1]).

Mit dem Fortkommen ist aber in jedem Falle erwiesen, dass eine gebotene Nahrung den nöthigen Anforderungen Genüge leistet, gleichviel ob eine langsame oder schnelle Entwickelung sich abspielt. Auch beeinflussen die Standortsformen bekanntlich nicht die Artcharaktere, und wenn wir sachgemäss von begleitenden und mithelfenden Producten absehen, kehren also unter allen Ernährungsverhältnissen der Hauptsache nach gleiche Bauverhältnisse und gleiche Bausteine wieder. Dieses Ziel wird also erreicht werden, gleichviel ob Zucker, Essigsäure, Pepton oder Chinasäure, ob ein Methan- oder Benzolderivat die einzige organische Nahrung bildet.

Hiermit wird zugleich überzeugend die Thatsache demonstrirt, dass Körper sehr verschiedener chemischer Structur gleichen, Körper sehr ähnlicher Structur aber sehr verschiedenen Nährwerth haben können. Eine solche Differenz ist für Körper ohne und mit asymmetrischem Kohlenstoffatom bekannt, doch mag an dieser Stelle der Hinweis auf den physiologischen Unterschied mancher stereoisomer Körper genügen, von denen früher die Rede war.

---

1) Vergl. Pfeffer, Physiolog., Bd. 1, p. 180; Energetik, 1892, p. 178, 206.

Im Grunde genommen können derartige Verhältnisse nicht überraschen. Denn die Eigenschaften des lebendigen Complexes, von denen der Erfolg der Wechselwirkungen abhängt, sind unbekannte Grössen, mit welchen eben ein gegebener Körper leicht oder schwer in Reaction tritt. Auch weiss man aus eigener Erfahrung, dass physiologische Wirkungen, wie Geruch, Geschmack, Farbe u. s. w. bei structurell verschiedenen Körpern ähnlicher sein kann, als bei chemisch verwandten. Gleiches gilt für Löslichkeit, Oxydationsfähigkeit u. s. w., also für Eigenschaften, die vielleicht bei Verwendung durch den Organismus wesentlich ins Gewicht fallen.

Wie gerade auch bei solchen Reactionen, die weniger energische Umsetzungen erzielen, besondere Beziehungen zu Tage treten, davon legen die jüngsten Erfahrungen E. Fischer's[1]) ein Zeugniss ab. Durch die Erfahrungen über Enzyme und über die Gährwirkungen kam Fischer geradezu zu dem Ausspruch, die Spaltung von Zuckerarten hänge mehr ab von der molecularen Geometrie, als von der Zusammensetzung, d. h. für die optischen Antipoden eines Zuckers ergeben sich oft weit grössere Unterschiede, als für zwei Zuckerarten von ansehnlicher Structurdifferenz. So wahr dieses für concrete Fälle ist, generell trifft es nicht zu. Denn optische Antipoden und überhaupt stereoisomere Körper bezeigen nicht immer und nicht gegen jeden Organismus einen ungleichen Nährwerth (p. 221), obgleich ein solcher gegenüber anderen nahe verwandten Körpern deshalb sehr wohl zur Geltung kommen kann.

Ueberhaupt setzt sich die Gesammtarbeit des Organismus aus der Verkettung mannigfacher Einzelreactionen zusammen, nach deren Erkenntniss wir eben streben müssen. Solche Einzelreactionen sind auch die Wirkungen von Enzymen, deren sich der Organismus vielfach zur Erreichung bestimmter Ziele bedient. Indess der Organismus ist nicht ein einzelnes chemisches Individium und deshalb vom Enzym in einem analogen Sinne verschieden, wie ein Stück Eisen von einem Uhrwerk oder von einer Dampfmaschine, in deren Aufbau und Wirken das Eisen auch eine Rolle spielt.

---

1) Ber. d. chem. Gesellsch., 1894, p. 2992, 3228 u. s. w.

Und wie eine Uhr mit dem Einstampfen aufhört eine Uhr zu sein, obgleich Qualität und Quantität des Metalls unverändert bleibt, so ist auch mit dem Zerreiben eines Schleimpilzes, eines jeden Protoplasten das Leben und alles damit verkettete unwiederbringlich vernichtet, obgleich in diesem Gemische nach Quantität und Qualität dieselben Stoffe wie zuvor vereinigt sind. Dieses Bild sollte, so meine ich, auch den Laien überzeugen, dass selbst die beste chemische Kenntniss der im Protoplasten vorkommenden Körper für sich allein ebensowenig zur Erklärung und zum Verständniss der vitalen Vorgänge ausreichen kann, wie die vollendetste chemische Kenntniss von Kohle und Eisen zum Verständniss einer Dampfmaschine und der mit dieser betriebenen Buchdruckerpresse.

In der That genügen die directen Wahrnehmungen völlig, um den einzelnen Protoplasten als einen gegliederten Organismus zu erkennen, dessen Leistungen aus dem Zusammenwirken der aufbauenden Organe und Theile resultirt. Mit dieser Verkettung ist auch ermöglicht, dass so mannigfache Resultate in succesiven, oft dicht nebeneinander und doch räumlich getrennt verlaufenden Operationen erreicht werden[1]). Zugleich beherrscht gegenseitige Abhängigkeit und wechselseitiges Bedingtsein den ganzen Mechanismus des Protoplasten und alle die vielseitigen regulatorischen Verkettungen und Lenkungen gelten auch schon für den einzelnen Protoplasten, für dieses lebendige Wesen, das auch in Einzahl als selbstständiger Organismus bestehen kann.

Wie aber einem Menschen, welchem es nur gestattet ist die Einfuhr und die Ausfuhr einer Fabrik zu controliren, die mannigfachen Operationen verborgen bleiben, welche zur Erreichung der verschiedenartigsten Ziele in Anwendung kommen, so ist uns auch der nähere Verlauf des Getriebes im Protoplasten zum grössten Theil verschleiert. Das Bild der Fabrik mag zugleich daran erinnern, dass es mit succesiven Operationen wohl möglich ist, aus gleichem Material sehr verschiedene Producte oder auch Gleiches aus verschiedenen Rohstoffen zu gewinnen und dabei, je nach Bedürfniss Verschiedenes zu liefern. Leicht versteht man auch, wie in solchem verketteten Getriebe die

---

1) Pfeffer, Zur Kenntniss d. Oxydationsvorgänge, 1889, p. 456.

Unmöglichkeit einer einzelnen Operation, das Versagen eines Apparates, die ganze nach einem bestimmten Ziele strebende Thätigkeit lahm legen kann.

Die Vorgänge im Organismus, und also im Protoplasten, für sich und in ihrer Verkettung und Abhängigkeit von anderen Vorgängen aufzuhellen, das ist das zielbewusste Streben der nach Erkenntniss ringenden Physiologie, wie bereits früher angedeutet wurde. Und wie ein geschickter Arbeiter mit richtiger Handhabung des einfachen Handwerkzeuges die verschiedensten Kunstwerke herzustellen vermag, so sind die vielseitigen Leistungsfähigkeiten des Organismus wesentlich in der mannigfachen und geschickten Verwendung derselben Mittel begründet, die auch in der todten Natur walten.

Die Thatsache des Gedeihens oder Nichtgedeihens verkündet nur das Endresultat und erhellt für sich nicht die Ursachen des positiven oder negativen Erfolges. Ein negativer Erfolg ist aber, das muss man wohl beachten, auch dann möglich, wenn die Befähigung für eine erste Wechselwirkung voll gegeben ist. Denn Merklichwerden des Umsatzes setzt eben Continuität voraus, und wenn diese an den Consum im Organismus gekettet ist, fehlen die zureichenden Bedingungen, sobald durch den fraglichen Stoff irgend ein Glied der Gesammtkette seine Befriedigung nicht findet. Ein Penicillium würde z. B. mit Zucker und Ammonnitrat nicht mehr gedeihen, wenn wir ihm die Fähigkeit rauben könnten, die Eiweissstoffe weiter zu verarbeiten, deren Synthese der Pilz anstrebt, aber eben so wäre Wachsthum ausgeschlossen, wenn man diese synthetische Fähigkeit zu unterdrücken vermöchte.

Bei alledem ist in wechselseitigen chemischen Affinitäten der Grund zu suchen, dass der eine Körper vom Organismus zertrümmert, der andere intact gelassen wird. Wie eine Nuss bei richtiger Angriffsweise leicht durch eine Kraft gesprengt werden kann, die bei anderer Angriffsweise den Zusammenhalt nicht zu vernichten vermag, so mag man sich auch vorstellen, dass es nur dann zur Zertrümmerung eines Körpers im Protoplasten kommt, wenn die aus den beiderseitigen Qualitäten entspringenden Wechselwirkungen zur genügenden Lockerung der

molekularen Verkettung ausreichen. Oder, um mit E. Fischer[1]) zu reden, die aufeinander wirkenden Körper müssen zu einander passen, wie der Schlüssel zum Schloss, damit die Spaltung realisirt wird.

Das Augenmerk des Chemikers ist naturgemäss in erster Linie auf die erzielten Umsetzungen gerichtet. Denn der Organismus spielt nur die Rolle eines dienenden Gliedes, wenn er als Reagens oder, wie öfters seit Pasteur's Vorgehen, zur Trennung stereoisomerer Körper nutzbar gemacht wird.

Für den Physiologen aber steht gerade umgekekrt das Walten und Schaffen im Organismus in dem Vordergrund; für ihn sind die chemischen Umsetzungen, so gut wie andere Erfolge, die Indicien für specifische Fähigkeiten und Thätigkeiten, deren causale Aufhellung das Ziel seines Strebens ist. Wenn hier Chemie und Physik als Mittel zum Zwecke dienen, so ist selbstverständlich, dass jede Nutzbarmachung im physiologischen Sinne an die Kenntnisse und an die Fortschritte in diesen Wissenschaften gekettet ist. Doch darf man nie vergessen, dass menschliches Wissen und Können wohl zur Erkenntniss des gesetzmässigen Waltens und Schaffens vordringen, diesem aber nicht seine Bahnen vorschreiben kann und dass da, wo verschiedene Wege möglich sind, nicht gerade derjenige im Organismus eingeschlagen sein muss, welcher bei der augenblicklichen menschlichen Einsicht und unter dem Drucke dieser, als der nächstliegende erscheint.

Mit der Ausdehnung der Erfahrungen über das Verhalten des Organismus unter verschiedenen Bedingungen und also auch unter dem Einfluss verschiedener chemischer Individuen, sind Bedingungen gewonnen, aus welchen man Rückschlüsse auf die unbekannten Factoren im Organismus erhoffen darf. Denn bei genügender Bekanntschaft mit den chemischen und physikalischen Gliedern sind gewissermassen eine Reihe von Gleichungen gegeben, die zur Erkenntniss einzelner Unbekannten nutzbar gemacht werden können.

Für den Erfolg irgend einer Wechselwirkung sind natürlich alle Glieder mitbestimmend und in dem bereits Gesagten ist

1) Ber. d. chem. Gesellsch., 1894, p. 2992, 3229.

genugsam hervorgehoben, dass eben durch die mannigfach verschiedenen Erfolge die specifischen Eigenheiten der Organismen gekennzeichnet werden. Auf Grund der thatsächlichen Erfahrungen darf man aber mit vollem Rechte aussprechen, dass sich der Nährwerth nicht nach der chemischen Verwandtschaft der dargebotenen Körper richtet. Es genügt hier wiederum, nur an die polaren Gegensätze zu erinnern, welche stereoisomere Verbindungen bieten können, während andererseits Körpern von ganz verschiedener Structur, wie z. B. Methan- und Benzolderivaten, gleicher Nährwerth zukommen kann. Für diesen sind also, das will damit gesagt sein, andere Momente wesentlich entscheidend als diejenigen, welche in den Structurformeln und den zur chemischen Classification benutzten Eigenschaften zum Ausdruck kommen. Doch kennzeichnen auch diese gewisse Qualitäten, und es ist wohl zu verstehen, dass unter bestimmten chemischen Gruppen ernährende Stoffe besonders reichlich vertreten sein können.

Die specifischen Eigenheiten stehen im Allgemeinen mit der Anpassung an besondere Lebensweisen und Ernährungsverhältnisse in genetischer Verbindung. Deshalb muss auch das Register der nutzbaren Nährstoffe nicht nothwendig besonders gross für einen solchen Organismus sein, welcher befähigt ist, seine Bedürfnisse mit einfachen Kohlenstoffverbindungen zu decken. Penicillium glaucum, das z. B. auch mit Ameisensäure oder Harnstoff[1]) mässig gedeiht, ist freilich in hohem Grade omnivor, das scheint aber in geringerem Grade der Fall zu sein bei Bacillus methylicus, der gut mit Ameisensäure, auch mit Methylalkohol[2]) als Kohlenstoffquelle zu ernähren ist. Dagegen sind nach Winogradsky[3]) die Salpeterbakterien durch Zufuhr organischer Kohlenstoffverbindungen vielleicht gar nicht ernährbar, während sie doch verstehen unter Oxydation von Ammoncarbonat, also mit Hilfe der auf diesem Wege gewonnenen chemischen Energie von Kohlendioxyd aus ihren Körper aufzu-

---

1) Diakonow, Ber. d. botan. Gesellsch., 1887, p. 385; Wehmer, Botan. Zeitung 1891, p. 326.

2) Löw, Centralbl. f. Bakteriolog. 1892, Bd. 12, p. 462.

3) Annal. d. l'Institut Pasteur, 1890—1891. Vergl. Pfeffer, Studien zur Energetik, 1892, p. 207.

bauen. Wahrscheinlich vermögen auch die chlorophyllführenden Pflanzen nur mit einer beschränkten Zahl von Kohlenstoffverbindungen Aufbau und Betrieb zu vollziehen, während sie vorzüglich verstehen Eiweissstoffe unter Verwendung von Nitraten zu formiren. Diese Eigenschaft geht aber manchen Pilzen und Bakterien ab, denen theilweise in Bezug auf die nutzbaren Kohlenstoffverbindungen ein grösserer Spielraum eigen ist.

Es liegt nicht in meiner Absicht weitere Belege dafür mitzutheilen, dass unter den Kohlenstoffverbindungen von verschiedenster Eigenschaft und Constitution sowohl ernährende als nicht ernährende Körper gefunden werden. So giebt es Nährstoffe unter den verschiedenen ein- und mehrwerthigen Säuren und Basen (z. B. Essigsäure, Citronensäure, Benzoesäure, Gallussäure), ebenso unter den Alkoholen (Aethylalkohol, Glycerin, Resorcin). Gleiches gilt für Ester (Aethylacetat), Aldehyde und Aldehydalkohole (Glykose, Galactose), Ketone und Ketonsäuren (Fructose, Aceton, Brenztraubensäure), ferner für verschiedene Stickstoffverbindungen, z. B. für Amide (Aethylamin), Ammoniumbasen (Tetraäthylammoniumhydroxyd), Amidosäuren und Säureamide (Glykokoll, Acetamid), Ureide (Allantoin, Parabansäure), Nitrile (Benzonitril, Methylcyanid) u. s. w.

Es sind also Körper mit den verschiedensten Kohlenstoffbindungen assimilirbar und die seiner Zeit von Nägeli[1]) versuchten Einschränkungen haben sich bei Erweiterung der Erfahrungen[2]) nicht als stichhaltig erwiesen. So sollte nach Nägeli der Kohlenstoff in der Verkettung mit H (als CH_2, CH), nicht aber in der Verkettung mit O assimilirbar sein. Die letztere Verkettung ist aber in der Parabansäure $\left(CO\!<\!\begin{array}{l}NH-CO\\ | \\ NH-CO\end{array}\right)$ geboten, welche nach Reinke[3]) gut ernährt. Manche niedere Organismen vermögen auch den Kohlenstoff aus Harnstoff $\left(CO\!<\!\begin{array}{l}NH_2\\ NH_2\end{array}\right)$, aus Oxalsäure $\left(\begin{array}{l}CO-OH\\ | \\ CO-OH\end{array}\right)$, ja sogar, wie wir hörten, aus Kohlensäure zu assimiliren.

1) Botan. Mittheil. 1881, Bd. 3, p. 401.

2) Vergl. z. B. die Arbeiten von Reinke, Duclaux, Elfving, Beyerinck, Laurent, Nencki, Kitasato, Wehmer, Buchner, R. H. Schmidt, Loew, Bruhne u. A.

3) Unters. a. d. Botan. Institut zu Göttingen, 1883, Heft 3, p. 39.

Nicht bewahrheitet hat sich auch die Vermuthung Nägeli's, die CH-Gruppe ernähre nur, wenn zwei oder mehr C-Atome zusammenhängen. Denn auch Ameisensäure und Methylalkohol können ernähren, also Körper, deren Molekül nur ein C-Atom enthält.

Jeder Nährstoff wird in dem Organismus erst durch Umsatz nutzbar, und es mag hier noch darauf hingewiesen werden, dass der Nährwerth nicht nach Uebereinstimmung oder Aehnlichkeit zwischen den Atomgruppen des gebotenen Stoffes und der producirten Körper geregelt ist. Es ergiebt sich dieses unmittelbar aus dem gleichen Nährwerth gewisser Methan- und Benzolderivate, während mit sehr ähnlicher Constitution grosse physiologische Verschiedenheit verknüpft sein kann.

Nach dem bereits Mitgetheilten kann der Nährwerth einer Kohlenstoffverbindung natürlich nicht nach dem durch die Verbrennungswärme bemessenen Energieinhalt abgeschätzt werden, der z. B. für die physiologisch so verschiedenwerthigen optischen Antipoden identisch ist.

Freilich muss im Umsatz die genügende Energie zur Verfügung stehen, da alle Betriebskraft in letzter Instanz auf chemische Energie zurückführt. Wenn also z. B. ein Pilz mit Ameisensäure als einziger Kohlenstoffquelle gedeiht, so ist damit ausgesprochen, dass der Organismus befähigt ist, auf Kosten von Energie, welche durch Zertrümmerung eines Theiles der Nahrung disponibel wird, aus anderen Molekülen der Ameisensäure alle die mannigfachen Körper aufzubauen, welche er zu seinem Baue benöthigt[1]).

Unter sonst gleichen Verhältnissen ist deshalb eine Kohlenstoffverbindung mit geringerem Energieinhalt im Nachtheil, und vielleicht hängt es damit zusammen, dass bis dahin kein Organismus bekannt ist, für welchen Oxalsäure einen guten Nährstoff abgiebt[2]). Indess würde durch Verarbeitung einer grösseren Menge genügende Energie gewinnbar sein, und es ist wohl möglich, dass es Organismen giebt, deren Aufgabe im Kreislauf der Natur gerade auf Zerstörung der Zersetzungsproducte mit ge-

---

1) Pfeffer, Energetik, 1892, p. 196, 207 u. s. w.

2) Die Verbrennungswärme für 1 g Substanz beträgt für Oxalsäure 679 cal.; für Ameisensäure 2091 cal.; für Dextrose 3740 cal.; für Glycerin 4317 cal.

ringer Verbrennungswärme gerichtet ist und die vielleicht in Anpassung an diese Aufgabe gerade am besten mit solchen Verbindungen gedeihen.

Im Vorigen ist, wie üblich, der relative Nährwerth der Kohlenstoffverbindungen nach der Schnelligkeit der Entwickelung unter gleichen Bedingungen beurtheilt. Damit ist aber nichts über die ökonomische Verwendung, d. h. darüber ausgesagt, wieviel getrocknete Pilzernte für den Consum von 100 Theilen des Nährstoffes producirt wird. Ueber dieses in mancherlei Hinsicht interessante Verhältniss, welches man als ökonomischen Coefficienten bezeichnen kann, soll zwar an dieser Stelle nicht näher gehandelt werden, doch dürften einige Bemerkungen auf Grund der mehr beiläufigen Erfahrungen am Platze sein.

Nach den Resultaten mit Aspergillus niger und Penicillium glaucum scheint der ökonomische Coefficient für eine schlechter ernährende Kohlenstoffverbindung (also für langsameres Wachsen) geringer auszufallen, als für eine gut ernährende Verbindung. Dabei arbeitet Aspergillus im Allgemeinen ökonomischer als Penicillium, d. h. von diesem wird für Erreichung desselben Trockengewichts eine grössere Menge von Dextrose oder von Glycerin verzehrt[1]).

Auch beim Zusammenwirken von Dextrose ergiebt sich eine relativ ungünstige ökonomische Leistung des Glycerins. Denn z. B. in Versuch 6 (Tab. I, p. 208) wurde für den Consum von 1 g Dextrose und 7,1 g Glycerin ein geringeres Trockengewicht erzielt, als ohne Mitwirkung des Glycerins etwa 1,6 g Dextrose geliefert haben würden (vergl. hierzu Tab. I, Versuch 1 u. 2). Nicht so ungünstig gestaltet sich das Verhältniss für Pencillium,

1) Beiläufig sei erwähnt, dass bei Kultur auf 1—2procentigen Lösungen in Zimmertemperatur und bei Beendigung des Versuches nach Heranwachsen einer schönen Pilzdecke folgende ungefähre Mittelwerthe des ökonomischen Coefficienten gefunden wurden: für Aspergillus niger bei Ernährung mit Glycerin 20, mit Dextrose 43; für Penicillium glaucum für Glycerin 15, für Dextrose 33. Der ungleiche Coefficient einiger Stoffe und der relativ grössere Consum durch Penicillium ergiebt sich auch aus den von Wehmer (Botan. Zeitung 1891, p. 305) zusammengestellten Zahlen. Hierzu ist aber zu bemerken, dass die Kulturdauer länger war und dass das Trockengewicht nach Ausziehen der Pilzdecke mit Salzsäure ermittelt wurde, während wir die Pilze nicht extrahirten.

für welches aber auch, wie früher erwähnt, das Zusammenwirken von Glycerin und Dextrose etwas vortheilhafter ist.

Der ökonomische Coefficient ist übrigens je nach den Verhältnissen veränderlich. Denn bei zeitlicher Ausdehnung des Versuches steht endlich Wachsthum und Massenzunahme ganz oder nahezu stille, während die Athmung und mit dieser der Verbrauch von Nährstoff fortdauert. Ferner muss sich der Coefficient in Temperaturen oberhalb des Wachsthumsoptimum geringer stellen, da das Wachsthum verlangsamt, die Athmung aber beschleunigt wurde[1]). Weiter wird die Einleitung eines Hungerzustandes das Trockengewicht deprimiren und überhaupt wird eine jede Verschiebung der Wachsthums- und Athmungsthätigkeit, gleichviel wie und wodurch dieselbe erzielt wurde, im Allgemeinen die im ökonomischen Coefficienten ausgesprochene Relation nicht ganz unberührt lassen[2]).

Die in ihrer Verbrennungswärme übereinstimmenden Stoffmengen sind also in Bezug auf unseren ökonomischen Coefficienten durchaus nicht isodynamisch, selbst wenn wir brauchbare Nährstoffe miteinander vergleichen. Denn bei Aspergillus beträgt der ökonomische Coefficient für Glycerin ungefähr die Hälfte von dem für Dextrose, obgleich diese letztere, auf 1 g bezogen, im Energieinhalt sogar etwas nachsteht (p. 256, Anm.).

Allerdings bezieht sich unser ökonomischer Coefficient überhaupt nicht auf das Getriebe im ausgewachsenen Organismus. Doch lassen die vorliegenden Erfahrungen genugsam erkennen, dass auch nach dem Aufhören des Wachsens der durch die Verbrennungswärme bemessene Energieinhalt und der physiologische Betriebswerth, selbst dann wenn völlige Oxydation erreicht wird, nicht übereinstimmen. Ja es mag in besonderen Fällen vorkommen, dass eine Kohlenstoffverbindung durch Oxydation beseitigt wird, ohne dass es dabei auf einen Gewinn von Betriebsenergie abgesehen ist. Vielleicht ist in der regulatorischen Verbrennung der Oxalsäure ein derartiger Fall geboten (vergl. p. 219).

1) Pfeffer, Physiologie, Bd. 1, p. 375.

2) Vergl. über den Einfluss von Zn u. s. w. diese Abhandlung, p. 239.

Damit ist aber wohl verträglich, dass, wie es Rubner[1]) fand, im Körper der höheren Thiere sich die Nährstoffe annähernd nach Massgabe ihres Inhalts an potentieller Energie vertreten können. Denn einmal handelt es sich hierbei nur um gut nutzbare Nährstoffe und ferner tritt bei warmblütigen Thieren der auf Erhaltung der Körpertemperatur berechnete Umsatz gewaltig in den Vordergrund, während in den Pflanzen, bei mangelnder Wärmeregulation, die Wärmetönung mehr beiläufig, als unvermeidliches Glied des anderen Zwecken dienenden Stoffwechsels zu Stande kommt.

V. Methodisches.

A. Die benutzten Organismen.

In allen Versuchen kamen nur Reinkulturen in Anwendung. Die benutzten Organismen waren theils hier gezüchtet, theils erhielten wir dieselben durch die Güte des Herrn Dr. Massart aus Brüssel. Bei einigen Bakterien- und Hefearten mussten wir leider aus Zeitrücksichten unbestimmt lassen, inwieweit bereits bekannte oder neue Arten vorlagen.

Aspergillus niger v. Tieghem und Penicillium glaucum Link, welche allgemein benutzt wurden, sind die allbekannten Pilze, doch mag ausdrücklich bemerkt sein, dass das typische Penicillium, d. h. der auch von Wehmer zu seinen Studien über Bildung der Oxalsäure benutze Pilz vorlag[2]).

Aus Brüssel stammten die Mycosen erzeugenden Aspergillus fumigatus Fresenius und Aspergillus flavescens Waed., ferner der Muscardinepilz Botrytis Bassiana Bals. und die auf Engerlingen des Maikäfers lebende Botrytis tenella Saccardo (Cordyceps Melolonthae?); endlich Mortierella reticulata v. Tieghem et Le Monnier.

Dem Saccharomyces ellipsoideus Hansen in seiner Gestaltung ähnlich war der als „Spaltende Hefe“ bezeichnete Organismus.

---

1) Hammarsten, Lehrbuch d. physiolog. Chemie, 1891, p. 396.

2) Vergl. übrigens Wehmer, Beiträge zur Kenntniss einheimischer Pilze, 1893, p. 31.

Dieser war auf weinsaurem Kalk, dem einige zerdrückte Weintrauben beigefügt waren, entstanden und dann mittelst einer Dextrose und traubensaures Ammon enthaltenden Nährgelatine rein kultivirt. Durch seine Bevorzugung der R.-Weinsäure ist unser Organismus von dem aus Bierwürze kultivirten S. ellipsoideus unterschieden.

Der als Rosa-Hefe bezeichnete Organismus war spontan auf Bierwürzegelatine entstanden und war ungefähr wie die bei Zopf (die Pilze 1890, p. 476) in Fig. 159 abgebildete Torula gestaltet. Eine Torula ist auch die Milchzucker verzehrende Levure de Duclaux[1]) (aus Brüssel).

Monilia candida Hansen (vergl. Zopf l. c. p. 477) ist der von Hansen näher untersuchte Organismus, welcher Rohrzucker ohne Inversion zu verzehren vermag.

Das Links-Bacterium hatte sich auf einer Lösung von linksweinsaurem Natrium-Ammonium bei Zimmertemperatur spontan angesiedelt und wurde in solcher Lösung mittelst der Verdünnungsmethode rein kultivirt. Dieser Organismus ist ein kurzer, coccenähnlicher Bacillus, welcher in der besagten Lösung sehr gut wächst, indem er dieselbe zunächst trübt, später aber eine schleimige Haut bildet.

Das Rechts-Bacterium enstand neben anderen Bakterien auf weinsaurem Calcium, dem fauliges Wasser zugesetzt war und wurde auf Calciumtartrat rein kultivirt. Ob dieses kleine Bacterium mit der von Pasteur (Études s. l. bière 1876, p. 280) abgebildeten Coccenform identisch ist, muss um so mehr dahin gestellt bleiben, als nicht untersucht wurde, ob auch unser Organismus ohne Sauerstoff das Calciumtartrat verzehrt.

Bacillus subtilis wurde in üblicher Weise gewonnen, Bacillus mycoides stammte aus Brüssel.

B. Analytische Methoden.

1. Bestimmung der Dextrose.

Der Dextrosegehalt wurde in üblicher Weise mittelst Fehling'scher Lösung auf titrimetrischem Wege bestimmt. Zu

1) Vergl. Zopf, Die Pilze, 1890, p. 476.

diesem Zwecke wurden von der Kulturflüssigkeit, auf welcher Pilze erzogen worden waren, je nach Umständen 10 bis 50 ccm verwandt und nöthigenfalls so weit verdünnt, dass ihr Zuckergehalt 0,5 % nicht wesentlich überstieg. Da 10 ccm unserer Kupferlösung 0,05 g Dextrose entsprechen und da das Ende der Reacktion auf $^1/_{10}$ bis $^1/_5$ ccm genau zu bemessen ist, so fällt die Bestimmung der Dextrose bei schnellem Titriren genügend genau aus. Controlversuche, in welchen Dextrose zu zuckerfreien Kulturflüssigkeiten gesetzt war, zeigten auch, dass unter diesen Umständen die theoretisch zu erwartende Genauigkeit erreicht wurde. Es traf dieses auch dann zu, wenn nach dem Dextrosezusatz aus der von Aspergillus niger stammenden Kulturflüssigkeit die producirten Farbstoffe zuvor durch Aufkochen mit frischgeglühter Thierkohle entfernt werden mussten.

In den calciumfreien Lösungen scheiden sich während des Titrirens gewöhnlich keine Phosphate aus, und wenn in den kalkhaltigen Nährflüssigkeiten Calciumoxalat ausgeschieden wird, so ist dieses doch nicht störend. Kupferoxyd reducirende Körper bilden aber Aspergillus niger und Penicillium glaucum nicht[1]), wenn ihnen die Dextrose allein oder zugleich mit Glycerin, Essigsäure, Milchsäure zur Ernährung diente.

Genügend, doch nicht ganz so genau, fällt die Bestimmung aus, wenn zuvor Pepton (oder Eiweissstoffe) entfernt werden müssen. Zu diesem Zwecke wurde die Kulturflüssigkeit nach Zugabe einiger Tropfen Kalkwasser auf geringes Volumen gebracht und dann mit einem geringen Ueberschuss von Phosphorwolframsäure ausgefällt. Mit Wasser, welches ganz wenig dieser Säure enthielt, wurde dann der Niederschlag ausgewaschen und darauf die Phosphorwolframsäure mit einer zureichenden Menge $Ba(OH)_2$ ausgefällt. Nach Entfernung des Baryts mit Na_2SO_4 geschah die Zuckerbestimmung in der üblichen Weise, nachdem die Lösung, nöthigenfalls durch Eindampfen, auf ein gewünschtes Volumen gebracht war.

2. *Glycerin.*

Je nach der vermuthlichen Glycerinmenge wurden 10 bis 50 ccm der Kulturflüssigkeit unter Zusatz von reinem Aetzkalk

1) Vergl. auch Wehmer, Botan. Zeitung 1891, p. 291.

(10 g für 50 ccm) bei gelinder Wärme eingedickt und dann nach Zugabe von extrahirtem groben Sand (10 g für 50 ccm) zum Trocknen gebracht. Die Extraction mittelst einer mässigen Menge 96 % Alkohol pflegt im Drechsel'schen Extractionsapparat nach 5—6 Stunden vollendet zu sein. Die alkoholische Lösung wurde dann mit dem $1\frac{1}{2}$ fachen Volumen Aether versetzt und der Niederschlag nach 12 Stunden mit gleichem Gemische ausgewaschen. Nachdem der Aether-Alkohol auf dem Wasserbade allmählich ziemlich entfernt war, wurde das Residuum über Schwefelsäure getrocknet.

War das so erhaltene Glycerin nicht rein, so wurde es mit Wasser zu einer ungefähr 1 % Lösung gebracht und dann auf je 10 ccm dieser Flüssigkeit 5 ccm Benzoylchlorid und 35 ccm einer 10 % Natronlauge zugegeben. Es muss nun 10—15 Minuten, nöthigenfalls unter Abkühlen, geschüttelt werden. Von dem so gewonnenen und bei 100° getrockneten Estergemenge entsprechen 0,385 g = 0,1 g Glycerin[1]).

Zur Controle bekam die Flüssigkeit von einer Dextrosekultur, auf welcher Aspergillus niger gewachsen war, einen Zusatz von wenig Glycerin. Der Erfolg zeigte, dass dieses schon ohne die Fällung mit Benzoylchlorid genügend rein gewonnen wurde und dass zugegebene und gefundene Menge nur um 0,1 bis 0,2 % differirten. In unseren Versuchen, in welchen wenig Glycerin in Frage kam, werden also die gefundenen Werthe einen Fehler erst in der zweiten Decimale erwarten lassen, sind also für unsere hauptsächlichen Schlüsse genau genug.

3. *Pepton.*

Wir haben uns darauf beschränkt den Stickstoffgehalt des Peptons und den der benutzten Kulturflüssigkeit nach Kjeldahl's Methode zu ermitteln. Bei gleichzeitiger Bestimmung der gebildeten Ammonsalze mittelst Magnesiumhydroxyd wird also die Differenz die consumirte Peptonmenge genau anzeigen, wenn in die Kulturflüssigkeit keine anderen stickstoffhaltigen Stoffwechselproducte übertreten. Da dieses nicht der Fall sein dürfte, so

1) Diez, Zeitschrift f. physiolog. Chemie, 1887, Bd. XII, p. 478; v. Udránszky, ebenda, 1889, Bd. XIII, p. 545.

übertrifft der normale Peptonumsatz voraussichtlich die in Tab. II und III angeführten Werthe. Das angewendete Pepton war übrigens ziemlich frei von Ammoniaksalzen.

4. *Essigsäure.*

Da Aspergillus und Penicillium mit Zucker ernährt, auch bei gleichzeitiger Darbietung von Essigsäure, keine flüchtigen Säuren bilden, so konnte die Essigsäure durch Destillation bestimmt werden. Dabei hat sich am besten folgendes Verfahren bewährt.

Ungefähr 50 ccm der Kulturflüssigkeit wurden mit Phosphorsäure angesäuert und durch Destillation auf ein kleineres Volumen gebracht. Dann wurde die Destillation bei 50° C. im Vacuum weiter fortgesetzt, während, um Stossen zu vermeiden, ein Blasenstrom kohlensäurefreier Luft den Apparat durchstrich. War so der Rückstand dickflüssiger geworden, so wurde der Apparat wieder mit Luft gefüllt und dann Wasserdampf unter einem Druck von etwa $^1/_5$ Atmosphäre so lange durchgetrieben, bis das 4—6fache der ursprünglich angewandten Flüssigkeitsmenge übergegangen war.

Das Destillat wurde in Barytwasser aufgefangen. Unter Bestimmung und Anrechnung des abgesetzten Baryumcarbonates ergab sich also so auf titrimetrischem Wege die Menge der nach Schluss der Kultur noch vorhandenen Essigsäure.

Dieses Verfahren wurde genau befolgt in den Versuchen 29—31 und 37—38, doch ergaben auch die ähnlichen Operationen, welche in den übrigen Versuchen der Tab. IV (p. 210) eingehalten wurden, ein durchaus exactes Resultat. Denn in der That lässt sich die Essigsäure auf solche Weise mit grösster Genauigkeit bestimmen.

Auch beim Sterilisiren im Wasserdampf geht aus den mit Wattepropf verschlossenen Kochflaschen, wie specielle Controlen ergaben, selbst dann keine Essigsäure verloren, wenn die Kulturflüssigkeit schwach angesäuert ist. Ebenso entweicht aus den Flaschen, die ohnehin bald etwas Calciumcarbonat enthalten, während der Kulturzeit keine Essigsäure. Denn als einige Flaschen während dieser Zeit unter einer Glocke neben Kalilauge verweilt hatten, fand sich in dieser keine nachweisbare Menge einer flüchtigen Säure.

5. Weinsäure.

Nachdem die gesammte Kulturflüssigkeit auf ein kleines Volumen gebracht war, wurde eine zureichende Menge von K_2CO_3, darauf ein Ueberschuss von Essigsäure und dann das $1^1/_2$ bis $1^3/_4$ fache Volumen Alkohol zugesetzt. Das nach mindestens 20 stündigem Stehen abgesetzte saure Kaliumtartrat wurde mit Alkohol-Wasser abgewaschen und aus seiner Menge die noch vorhandene Weinsäure berechnet.

Dieses Salz wurde dann als neutrales Kaliumtartarat in einer thunlichst geringen Wassermenge gelöst und im Laurent'schen Halbschattenapparat auf sein optisches Drehungsvermögen untersucht. Ergab sich optische Inactivität, so waren beide Säuren in gleichem Maasse aufgezehrt, andernfalls waren die nöthigen Daten gegeben, um den Verbrauch an R.- und L.-Weinsäure zu ermitteln.

Mit Hinweis auf die in Tab. VI, p. 211 zusammengestellten Resultate will ich hier als ein Beispiel die in dem Gang des Versuches 41 gefundenen Werthe mittheilen.

Die Kulturflüssigkeit erhielt 7,5 g Traubensäure entsprechend 6,696 g Weinsäuren. Das ausgefällte saure Kaliumtartarat enthielt 2,865 g Weinsäure und wurde zu 25 ccm aufgelöst. Im 200 mm Rohr, das 15 ccm fasst, ergab sich eine Drehung von 8,40°, entsprechend einer 9,788 % enthaltenden Lösung der L.-Säure. Total, d. h. in den 25 ccm der Lösung, waren also noch 2,447 g activ wirkende Linkssäure vorhanden, und demgemäss enthielt die Kulturflüssigkeit noch $2{,}865 - 2{,}447 = 0{,}418$ g inactiver Weinsäure, die aus gleichen Theilen à 0,209 g L.- und R.-Weinsäure besteht. Der Pilz hatte also 0,209 g R.-Säure und $2{,}447 + 0{,}209 = 2{,}656$ g L.-Säure übrig gelassen, d. h. $3{,}348 - 0{,}209 = 3{,}139$ g R.-Weinsäure und $3{,}348 - 2{,}656 = 0{,}692$ L.-Weinsäure verarbeitet.

Die Ablesungen wurden übrigens zumeist im engeren 220 mm Rohre gemacht, das 12 ccm fasste. Eine Drehung von 1° zeigt dann einen Weinsäuregehalt von 1,061 % an, und da bis auf 0,05° präcis eingestellt werden kann, so erreicht die Weinsäurebestimmung eine Genauigkeit von 0,083 %. Da aber, wo es darauf ankam, das Kaliumtartarat nur in soviel Wasser gelöst

wurde, als zur Füllung des Rohres nothwendig war, so fiel der Totalfehler nicht viel grösser aus.

In der beschriebenen Weise wurde auch eine genügend genaue Abscheidung der Weinsäure als saures Kaliumsalz erreicht. Natürlich muss man sich vergewissern, dass nicht etwa Kaliumacetat mit ausgefällt wird. Andere Fällungen treten nicht ein; auch citronensaures Kalium bleibt unter diesen Umständen in ziemlicher Menge gelöst. Andererseits verhinderte die geringe Menge Kalium, dass in den sauren Nährlösungen während der Kultur weinsaures Salz zur Abscheidung kam und Calcium fehlte überhaupt in den Lösungen. Thatsächlich war das gewonnene saure Kaliumtartarat völlig rein, enthielt auch nicht andere optisch active Körper[1]).

Fiel, was vereinzelt vorkam, das Tartarat nicht genügend farblos aus, so wurde vor der optischen Prüfung mit reiner Thierkohle entfärbt. Es ist dieses namentlich nöthig, wenn es sich um den Farbstoff von Aspergillus niger handelt, welcher durch starke Absorption des Natriumlichts leicht störend wirkt.

Nimmt man die Pilzculturen in geeigneten Cüvetten vor, so lässt sich direct das zunehmende Activwerden der Lösung verfolgen. Doch sind nicht nur auftretende Farbstoffe, sondern auch die in die Gesichtslinie kommenden Pilzhyphen genauen Bestimmungen hinderlich.

Die an L.-Weinsäure reichen Reste dienten zunächst zur Gewinnung des Natriumammoniumsalzes. Mit Hilfe dieser Krystalle wurde dann in bekannter Weise, unterhalb 28° C., aus Traubensäure weitere Mengen des genannten Salzes der L.-Weinsäure dargestellt. Auf optischem Wege wurde die völlige Reinheit der zu Kulturzwecken dienenden L.-Weinsäure controlirt.

In den Versuchen mit Weinsäuren wurden, um die Tabelle nicht zu überladen, die zugegebenen Nährsalze nicht mit aufgenommen. Desshalb sind im folgenden die absoluten Mengen der in den Kulturflüssigkeiten gebotenen Salze zusammengestellt.

Versuch 41. In den 150 ccm waren enthalten 1 g NH_4NO_3; 0,5 g KH_2PO_4; 0,25 g $MgSO_4$.

1) Eine gute Controle liefert schon die Bestimmung der Kaliummenge, die zur Erzielung des Neutralsalzes nöthig ist.

Versuch 42. 60 ccm mit 0,2 g KH_2PO_4; 0,2 g KCl; 0,2 g $MgSO_4$; 0,16 g Pepton.

Versuch 43. 30 ccm mit 0,1 g KH_2PO_4; 0,1 g KCl; 0,1 g $MgSO_4$, 0,08 g Pepton.

Versuch 44. 150 ccm mit 0,5 g NH_4NO_3; 0,25 g KH_2PO_4; 0,125 g $MgSO_4$.

Versuch 45. 100 ccm mit 1 g NH_4NO_3; 0,5 g KH_2PO_4; 0,25 g $MgSO_4$.

Versuch 46 und 47. Wie Versuch 43.

Versuch 48. 150 ccm mit 1 g NH_4NO_3; 0,5 g KH_2PO_4; 0,25 g $MgSO_4$; 0,05 g Pepton.

Versuch 49. 50 ccm mit 0,5 g NH_4NO_3; 0,25 g KH_2PO_4; 0,125 g $MgSO_4$.

Versuch 50 und 51. Wie Versuch 41.

Versuch 52. 200 ccm mit 1 g NH_4NO_3; 0,5 g KH_2PO_4; 0,25 g $MgSO_4$.

Versuch 53. 100 ccm mit 0,5 g NH_4NO_3; 0,25 g KH_2PO_4; 0,125 g $MgSO_4$; 0,5 g Glycerin; Spur Eisensulfat.

Versuch 54. 100 ccm mit 0,5 g NH_4NO_3; 0,25 g KH_2PO_4; 0,125 g $MgSO_4$; 0,5 g Glycerin.

Versuch 55. 500 ccm mit 5 g NH_4NO_3; 2,5 g KH_2PO_4; 1 g $MgSO_4$.

Versuch 56. 100 ccm mit 0,5 g NH_4NO_3; 0,25 g KH_2PO_4; 0,125 g $MgSO_4$.

Versuch 57. 50 ccm mit 0,05 g K_3PO_4; 0,05 g $MgSO_4$; 0,08 g Pepton.

Versuch 58. 100 ccm mit 0,5 g NH_4NO_3; 0,25 g KH_2PO_4; 0,125 g $MgSO_4$; 0,05 g Glycerin.

Versuch 59, 60 und 61. 100 ccm mit 0,1 g NH_4NO_3; 0,1 g K_3PO_4; 0,1 g $MgSO_4$.

Versuch 62, 63 und 64. 50 ccm mit 0,05 g K_3PO_4; 0,05 g $MgSO_4$; 0,08 g Pepton.

Versuch 65. 250 ccm mit 1,2 g NH_4NO_3; 0,6 g KH_2PO_4; 0,3 g $MgSO_4$.

Versuch 66. 20 ccm mit 0,1 g KCl; 0,1 g KH_2PO_4; 0,1 g $MgSO_4$; 0,08 g Pepton.

Versuch 67. 50 ccm mit 0,5 g NH_4NO_3; 0,25 g KH_2PO_4; 0,125 g $MgSO_4$; 0,05 g Pepton.

Versuch 68 und 69. 50 ccm mit 0,05 g K_3PO_4; 0,05 g $MgSO_4$; 0,08 g Pepton.

6. *Mandelsäure.*

Die Spaltung der Mandelsäure wurde, wie schon p. 225 erwähnt ist, von Lewkowitsch[1]) beobachtet, doch sind dessen Angaben nicht ohne Widersprüche, so dass fernere Studien Klarheit schaffen müssen.

Nach Lewkowitsch verarbeitet Penicillium glaucum vorwiegend L.-Mandelsäure (p. 1569), doch soll dieser Pilz bei submersem Wachsen, soweit ich verstehen kann, die R.-Mandelsäure bevorzugen (p. 1570). Die fernere Angabe (p. 1572), dass auf einer linksactiv gewordenen Kulturflüssigkeit Penicillium nicht wuchs, wohl aber auf einer solchen, die durch R.-Mandelsäure entgegengesetzt drehte, steht im Widerspruch mit der behaupteten Bevorzugung der L.-Mandelsäure, sofern nicht etwa Stoffwechselproducte u. s. w. dieses Resultat herbeiführten.

Da wir in Versuchen mit Penicillium glaucum die nicht verzehrte Mandelsäure viermal inactiv und dreimal, durch stärkeren Consum der R.-Säure, linksactiv fanden, so scheint das Resultat nicht immer gleich auszufallen. Wir müssen aber dahingestellt sein lassen, ob etwa erst mit gewissen Entwickelungsstadien die Spaltung beginnt, oder ob sie durch bestimmte Kulturbedingungen herbeiführbar ist. Auch ist bei Beurtheilung der Versuche von Lewkowitsch nicht zu vergessen, dass das, was gewöhnlich als Penicillium glaucum bezeichnet wird, nicht immer derselbe Pilz ist[2]).

Wir fanden ferner keine Spaltung der Mandelsäure durch Aspergillus niger, durch Bierhefe und durch reinen Saccharomyces ellipsoideus, welcher nach Lewkowitsch (p. 1572) in zwei von vier Versuchen mehr R.-Mandelsäure verzehrte.

Dagegen beobachteten wir einen etwas bevorzugten Consum der R.-Mandelsäure durch Traubensäure spaltende Hefe und Rosa-Hefe (vergl. über diese p. 259). Beim Impfen mit einem

1) Ber. d. chem. Gesellsch., 1883, Bd. 16, p. 1568.

2) Vergl. Wehmer, Beiträge zur Kenntniss einheimischer Pilze, 1893; Elfving, Einwirkung des Lichtes auf Pilze, 1890.

Gemisch von Fäulnissbakterien wurde umgekehrt die L.-Säure bevorzugt, so dass die restirende Mandelsäure rechtsdrehend war. Wenn dagegen Lewkowitsch (p. 1572) annimmt, dass die in seinen Kulturen aufgetretenen Bakterien die R.-Mandelsäure bevorzugen, so ist solches bei den specifisch verschiedenen Eigenschaften differenter Organismen sehr wohl möglich.

Wenn in unseren Versuchen, die übrigens nicht kritisch weiter verfolgt wurden, sich eine gewisse Unbestimmtheit in den Resultaten ergab, so muss sich die Frage aufdrängen, ob nicht gerade die Mandelsäure, welche viel schlechter ernährt als Traubensäure, durch denselben Organismus je nach Umständen in verschiedener Weise gespalten wird. Um diese Frage kritisch zu bearbeiten, würden aber zunächst bessere Methoden zur Isolation der Mandelsäure auszubilden sein, die sich verhältnissmässig leicht verändert und die thatsächlich bei Extraction mit Aether nicht immer in reiner Form (nach Aussehen und Schmelzpunkt) erhalten wird.

Die Durchbohrung von Membranen durch Pilzfäden.

Von

Manabu Miyoshi aus Tokio.

Mit 3 Textfiguren.

I. Einleitung.

Es ist eine bekannte Thatsache, dass die Keimschläuche von Pilzen entweder durch natürliche Oeffnungen (Stomata) eindringen oder die Membran des Pflanzentheiles durchbohren. Ueber die hierbei eine Rolle spielenden Factoren sind bereits vielfache Beobachtungen bekannt, doch sind sie nicht genügend zergliedert, um die Ursache des Eindringens aufzuklären. Um eine bessere Vorstellung von dem Vorgang zu erhalten, ist es erforderlich, den Process näher zu präcisiren und festzustellen, welche einzelne Momente für den Erfolg massgebend sind. Einen Beitrag in dieser Richtung sollen die folgenden Untersuchungen bringen.

Bekannt ist auch die Enzymbildung bei den Pilzen, die zweifellos bei der Auflösung der zu durchbohrenden Membran mitwirkt. Dagegen unterschätzt man gewöhnlich die mechanische Kraft, welche bei den Pilzfäden sowohl, als auch bei den höheren Pflanzen zur Geltung kommen dürfte. Als eine die Durchbohrung begünstigende Ursache muss ferner der chemische Reiz in erster Linie erwähnt werden, weil er das Hinstreben der Pilzfäden nach der Wirthspflanze veranlasst. Durch den alsdann eintretenden Contactreiz wird ein weiteres Moment, die Bildung von Haftorganen, geschaffen. Damit ist nicht ausgeschlossen, dass noch andere Factoren, wie Ernährung, Feuchtigkeit u. a., mitwirken.

II. Literatur.

Die mykologische Literatur bietet zahlreiche Beispiele für Membrandurchbohrung durch Pilzfäden, besonders in den Arbeiten von de Bary, Hartig, Brefeld u. A. Im Jahre 1886 erschien de Bary's Abhandlung „Ueber einige Sklerotinien und Sklerotienkrankheiten"[1]), in welcher Haftorganbildung als Folge des Druckreizes nachgewiesen wurde. Im Jahre 1888 schildert Marshall Ward in seiner Arbeit „On a lily-disease"[2]) alle Stadien der Durchbohrung von Lilienzwiebelschalen durch eine *Botrytis*-Art. Er wies ferner nach, dass ein chemischer Auflösungsprocess durch den Pilz hierbei eingreift.

Ferner erschien eine Arbeit von Büsgen „Ueber einige Eigenschaften der Keimlinge parasitischer Pilze"[3]), in welcher er auch die Durchbohrungserscheinung bespricht und zeigt, dass der Contactreiz zur Bildung von Haftorganen führt und auf die Richtung der in die Wirthspflanze einwachsenden Hyphen von Einfluss ist. Er nahm ferner an, dass Chemotropismus sowohl eine Richtung zum Substrat hin hervorbringt, als auch das weitere Wachsen der in das Pflanzeninnere eingedrungenen Hyphen lenkend beeinflusst.

Inzwischen veröffentlichte ich eine vorläufige Mittheilung[4]) über Durchbohrung von Häuten durch Pilzfäden, aus welcher hervorgeht, dass Chemotropismus für die Durchbohrung von Membranen von wesentlicher Bedeutung ist, und dass ein Pilz gewöhnlich nur dann eine Haut durchbohrt, wenn sich unterhalb derselben ein auf den Pilz als Lockmittel wirkender Nährstoff befindet.

Ueber die Ausscheidung verschiedener Fermente ist in Zopf's „Die Pilze"[5]) eine ausführliche Literaturübersicht gegeben. Hervorheben will ich hier, dass de Bary[6]) (1886) ein Cellulose lösendes Ferment der Hyphen von *Peziza Sclerotiorum* isolirte.

---

1) Botan. Zeitung 1886, p. 377 u. s. w.
2) Ann. o. Bot. 1888, p. 317.
3) Botan. Zeitung 1893, Orig.-Abhandl., p. 53 u. s. w.
4) Botan. Zeitung 1894, Orig.-Abhandl., p. 24.
5) Schenk, Handbuch der Botanik, 1890, Bd. IV, p. 446—451.
6) Ebenda, l. c., p. 417 u. s. w.

Einen ähnlichen Versuch stellte Marshall Ward[1]) (1888) an, indem er ebenfalls dasselbe Ferment gleicher Eigenschaft von Lilien-*Botrytis* extrahirte. Es gelang dem letzteren Autor sogar die Ausscheidung der das Ferment enthaltenden Masse an den Hyphenspitzen direct zu beobachten.

Die anderweitige Literatur soll an den betreffenden Stellen angegeben werden.

III. Methodik.

Die Versuche wurden in der schon früher (1894) kurz angedeuteten Weise ausgeführt. Die zu prüfende Haut wurde auf einen Nährboden (Gelatine resp. Agar-Agar) gelegt, und dann wurden die Sporen direct auf die Haut oder auf eine darüber liegende Schicht von nährstoffarmer Gelatine ausgesäet. Auf die Keimschläuche wurde also durch die von unten her durch die Haut diffundirenden Nährstoffe ein chemotropischer Reiz ausgeübt.

Als Unterlage für die Nährgallerte wählte ich Deckgläschen (18 mm). Ihre Benutzung anstatt der Objectträger hat den Vortheil, dass man bequem auch von der Unterseite untersuchen, den Lauf der Pilzfäden durch die Haut verfolgen und die Durchbohrungsstelle genauer bestimmen kann. Deshalb wurde auch nur eine 2—3 mm starke Schicht von Nährgelatine angewandt.

Um weiterhin die Pilzfäden besser verfolgen zu können, wurde öfters durch lauwarmes Wasser die Gelatine weggelöst und mit Congoroth oder Methylviolett gefärbt.

In dieser Weise wurde nun die Einwirkung der Pilzfäden auf verschiedene Häute geprüft, um festzustellen, wie weit die Hyphen im Stande sind, die heterogenen Membranen mit Hilfe chemischer und mechanischer Wirkungen zu durchbohren. Als Häute wurden benutzt: Cellulose-, Collodiumhaut, Epidermis von Zwiebelschale u. a. Um den rein mechanischen Effect zu veranschaulichen, wurde Goldblatt verwendet, da bei diesem eine chemische Wirkung von Seiten des Pilzes sicher ausgeschlossen war.

---

1) Ebenda, l. c., p. 337 u. s. w.

Zu den Versuchen dienten hauptsächlich *Botrytis cinerea*[1]) und *Penicillium glaucum*, erstere besonders deshalb, weil sie sowohl saprophytisch als auch parasitisch zu leben vermag.

IV. Bedeutung chemischer Reizung.

Wie ich früher[2]) bereits gezeigt habe, wachsen die Pilzfäden fast immer dann durch die Haut, wenn sich darunter ein nährstoffhaltiges Substrat befindet. Ist das nicht der Fall, so schmiegen sich die kümmerlich wachsenden Fäden zwar der Oberfläche an, dringen aber nicht hindurch.

Durch eine Benetzung der Hautoberfläche mit Zuckerlösung kann man zwar eine kräftigere Entwickelung des Mycels, aber nicht ein Eindringen der Fäden bewirken. Diffundirt dagegen ein Nährstoff von unten her, so findet fast immer eine Membrandurchbohrung entweder durch die Hyphenspitzen selbst oder durch die aus den Hyphen hervorsprossenden Infectionsfäden statt.

Die Wirkung des chemischen Reizes erzielt ein energisches Hinstreben gegen das Substrat, wodurch es weiter zur Ausbildung kräftiger Haftorgane und schliesslich besonderer Fortsätze, der Infectionsfäden, kommt.

Brachte ich z. B. einige Sporen von *Botrytis cinerea* auf Blättern einer *Begonia*-Pflanze im Wasser zur Keimung, so drang der Pilz in das Blatt nicht ein, wohl aber, nachdem ich eine mit Zuckerlösung gefüllte Glascapillare von der Unterseite aus in das Blatt so eingeführt hatte, dass die Mündung der Capillare gerade unter die Epidermis zu liegen kam. Zweifellos wirkte in diesem Fall der durch die Haut diffundirende Nährstoff als Reiz und schuf so den Pilzfäden die Bedingung für eine Durchbohrung[3]).

---

1) Für die Reinkultur dieses sowie noch anderer Schimmelpilze wurde eine Flüssigkeit, die 50 Theile Wasser, 20 Theile japanischer Soja, 5 Theile Rohrzucker und 25 Theile concentrirtes Zwiebeldekokt enthielt, benutzt. In diesem Gemische gediehen alle diese Schimmelpilze sehr gut.

2) Botan. Zeitung, l. c.

3) Ueber chemotropische Reizbewegung der Pilze möchte ich hier ergänzungsweise meinen früheren Untersuchungen (Botan. Zeitung 1894, Orig.-Abhandl., p. 1) einige weitere Beobachtungen hinzufügen. — *Botrytis cinerea.* Versuche mit einem

Ebenso wirken die aus der verletzten Blatt- oder Stengeloberfläche austretenden Stoffe als Reiz und veranlassen die Pilzfäden zum Eindringen. Dagegen unterbleibt eine Durchbohrung dann, wenn Epidermishäute oder Häute aus künstlicher Cellulose beiderseits in gleichwerthige Nährgelatine gebettet werden, während die Durchbohrung leicht und sicher eintritt, wenn die Pilze erst durch diese zu der Nährgelatine gelangen können.

Durch diese, auch schon früher (1894) von mir mitgetheilten Versuche ist die Wichtigkeit des chemischen Reizes für die Durchbohrung erwiesen. Durch das Hinstreben nach der Reizquelle werden die Hyphen an das Substrat angepresst und dadurch einem Contactreiz ausgesetzt, der die Ausbildung von Haftorganen veranlasst, die als nothwendige Widerlage bei der Durchbohrung dienen.

V. Durchbohrungsversuche mit verschiedenen Häuten[1]).

A. Cellulosehaut. — Zur Anwendung kamen künstliche Häute, welche durch Behandlung von Collodiumhaut mit Eisenchlorür hergestellt waren[2]).

a) Auf eine etwa 0,05 mm dicke Haut, die auf 10 % Gelatine mit 2 % Rohrzucker lag, wurden Sporen von *Botrytis*

Tradescantia-Blatte, welches mit 2 % Traubenzucker injicirt war, ergaben, dass ein geselliges Hinstreben der Keimschläuche nach den Spaltöffnungen von allen Seiten her stattfand. Ein gleichartiges Bild erhielt ich bei einem Versuche mit einer durchlochten Collodiumhaut, welche einem 2 % Traubenzucker enthaltenden Gelatinewürfel aufgelegt war. In einigen Fällen verdickten sich die eindringenden Fäden deutlich an der Kante der Spaltöffnungen. Die Art und Weise der Ablenkung war hier wesentlich nicht verschieden von den anderen von mir seiner Zeit beobachteten Pilzarten. Eine nähere Bestimmung der Reizmittel habe ich aber nicht versucht. — *Uredo suaveolens*. Eine unverkennbare chemotropische Ablenkung der Keimschläuche des Pilzes wurde festgestellt an Sporen auf einem mit 3 % Rohrzucker injicirtem *Tradescantia*-Blatte. Eine Anzahl der Keimschläuche drang in die Spaltöffnungen zusammen ein. Ueber weitere Erscheinungen bei anderen parasitischen Pilzen hoffe ich bei späteren Gelegenheiten berichten zu können.

1) Bei den sämmtlichen Versuchen wurden die Gegenstände thunlichst sterilisirt.

2) Vergl. Pfeffer, Studien zur Energetik der Pflanze (Abhandl. d. kgl. sächs. Gesellsch. d. Wiss. zu Leipzig, 1892, Bd. XVIII, p. 253).

cinerea gesäet. Nach 24 Stunden hatten einige Keimschläuche die Haut durchbohrt. An der Durchbohrungsstelle war aber nur eine unbedeutende Haftorganbildung eingetreten.

b) Häute von 0,1—0,3 mm Dicke; Anordnung wie bei a. Während die Durchbohrung der dünneren Haut schon nach 1—2 Tagen vollbracht war, bedurfte es bei den dickeren Häuten öfters der doppelten Zeit.

Bei den dickeren Häuten wurde eine mehr oder weniger üppige Bildung von Haftorganen, ein spiralartiger Verlauf der Hyphen in der Haut, sowie eine abnormale Verdickung des eingedrungenen Hyphentheils beobachtet (vergl. Fig. 3).

Gleiche Resultate ergab *Penicillium glaucum*, das aber Haftorgane in nur geringem Grade oder gar nicht bildete.

B. Epidermis der Zwiebelschale von *Allium Cepa*. — Die spaltöffnungsfreie, abgezogene Epidermis wurde auf Agar-Agarwürfel gelegt und nach Benetzung mit schwacher Rohrzuckerlösung mit *Botrytis*-Sporen besäet. Nach einigen Tagen war die Haut unter Bildung von Haftorganen an der Eintrittsstelle durchbohrt. Während ein Theil der Keimschläuche an der Grenze zweier benachbarter Epidermiszellen eindrang[1]), durchbohrten andere Hyphen die Haut an beliebigen Stellen, worauf sie die Zellen durchwucherten, an den inneren Wandungen entlang krochen und nach Durchbohrung der Querwände auch die benachbarten Zellen erfüllten, unter Bildung zahlreicher Ausläufer und reichlicher Verzweigung (Fig. 1). Schliesslich durchbohrten die Hyphen die Innenwand der Epidermis und wuchsen in den Agar-Agarwürfel ein.

---

1) Ueber das Eindringen der Keimschläuche mancher parasitischen Pilze an der bezeichneten Epidermisstelle liegen verschiedene Angaben vor. De Bary schildert die Erscheinung bei *Peziza*-Hyphen (Ueber einige Sklerotinien und Sklerotienkrankheiten, l. c., p. 416). Nach ihm kommt dieselbe bei *Phytophthora omnivora*, *Tuburcinia Trientalis* und *Protomyces macrosporus* vor (Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze etc., 1884, p. 392). Vergl. auch Büsgen (Ueber einige Eigenschaften der Keimlinge parasitischer Pilze, l. c., p. 59) und dort citirtes Beispiel aus Frank (Die Krankheiten der Pflanzen, 1880, p. 536). Büsgen glaubt die Ursache der Wahl der Eintrittsstelle dem begünstigten Stoffaustausche zwischen Aussen- und Innenseite der Pflanzen zuschreiben zu können. Er demonstrirt dies durch die Ansammlung der Bakterien über den betreffenden Stellen, wenn die Epidermis in bakterienreiche Flüssigkeit gebracht wird.

C. Blatt von *Tradescantia discolor.* — Nach Injection mit einer 2procentigen Zuckerlösung wurde die spaltöffnungslose Oberseite mit einer dünnen, keine Nährstoffe enthaltenden Gelatineschicht überzogen. Die ausgesäeten Sporen von *Botrytis cinerea* hatten nach zwei Tagen kräftige Mycelien entwickelt. Die Schläuche, welche mit der Blattoberfläche in Berührung kamen, besonders diejenigen, welche mehr oder weniger senkrecht auf die letztere stiessen, bildeten angeschwollene Haftgebilde, aus denen Ausstülpungen durch die Cuticula in das Innere eindrangen.

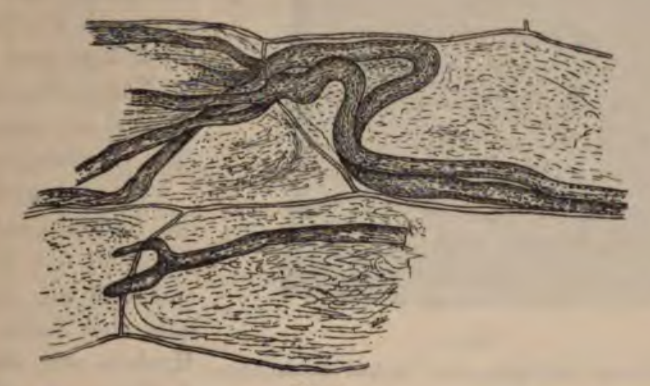


Fig. 1.
Durchbohrung der Hyphen von *Botrytis cinerea* durch die Querwände der Epidermiszellen von Zwiebelschale. Vergr. 305.

Bei demselben Versuche mit nicht injicirten Blättern drangen die Hyphen in das Blatt nicht ein, obschon einige schwach entwickelte Haftorgane an den Berührungsstellen entstanden waren.

D. Collodiumhaut. — a) 1—2 Tage nach der Aussaat von *Botrytis*-Sporen hatten die Keimschläuche eine dünne Haut (0,04 mm dick) vollständig durchbohrt und an den Eintrittsstellen waren gut entwickelte Haftgebilde entstanden. Die von den letzteren gebildeten Fortsätze zeigten in der Haut ein schraubenartiges Wachsthum, vielleicht in Folge des Widerstandes der Membran.

b) Dickere Häute, etwa 0,1—0,5 mm dick. Nach einigen Tagen waren die dünneren ganz durchbohrt, während in die

dickeren die Hyphen theilweise nur wenig, theilweise aber bis zur Mitte vorgedrungen waren.

Ganz ähnliche Resultate erhielt ich auch bei den Versuchen mit *Penicillium glaucum*, dessen Hyphen sich nach einer längeren Zeit sogar innerhalb der Haut in horizontaler Richtung ausgebreitet hatten.

E. Mit Paraffin imprägnirte Cellulosehaut. — Sowohl eine 0,05 mm, als auch eine 0,1 mm dicke Haut wurde von *Botrytis cinerea* durchbohrt; die dünnere nach $1^1/_2$ Tagen, die dickere nach einigen Tagen. Fig. 2 giebt ein Bild von einer solchen Durchbohrung.



Fig. 2.
Durchbohrung der Hyphen von *Botrytis cinerea* durch eine mit Paraffin imprägnirte Cellulosehaut. Gezeichnet 36 Stunden nach Aussaat der Sporen. *a* Haut; *b* durchgehende Hyphe; *c* Haftorgan. Die Durchbohrungsstelle ist hier deutlich sichtbar. Die Figur stellt die Unterseite dar; alle matt gezeichneten Hyphentheile liegen jenseits der Haut. Vergr. 305.

Vielleicht spielt hier die fettspaltende Eigenschaft der Pilze[1]) eine Rolle mit. Jedenfalls aber haben die Hyphen von *Botrytis* die Fähigkeit, in Paraffin sich etwas einzuarbeiten. Denn ein solches Eindringen fand sich auch dann, als ich eine dünne Paraffinschicht zwischen Gelatine gebracht und in die obere Gelatineschicht Sporen ausgesäet hatte.

F. Pergamentpapier. — Benutzt wurde ein etwa 0,03 mm dickes, festes und dichtes, geschmeidiges und auch bei stärkerer Vergrösserung keine Löcher oder Spalten zeigendes Pergamentpapier. Der Versuch wurde in üblicher Weise angestellt; als Aussaatmaterial diente ebenfalls *Botrytis cinerea*. Nach 36 Stunden

1) Vergl. Schmidt, Ueber Aufnahme und Verarbeitung von fetten Oelen durch Pflanzen (Flora 1891, p. 300 u. s. w.; auch p. 369). Vergl. auch Zopf, Die Pilze, l. c., p. 450.

waren viele der Keimschläuche durch das Papier durchgetreten. Da die Fasern des Pergamentpapiers miteinander durch theilweises Auflösen bezw. Umwandeln in eine amyloidartige Substanz auf das Innigste verkittet sind, so vermuthe ich, dass die Hyphen zunächst einen Auflösungsprocess einleiten und dann erst die gelockerte Gewebemasse durch mechanischen Druck auseinander zwängen.

G. Hollundermark. — Ein 2 cm langes Stückchen Hollundermark wurde mit Pflaumendekokt injicirt und auf dem einen Schnittende mit *Penicillium*-Sporen besäet. Um das Eindringen der Pilzfäden von den Seiten sowie von dem anderen Ende zu verhüten, wurden die übrigen Flächen mit Siegellack verkittet. Das Präparat blieb dann für eine längere Zeit im sterilisirten, feuchten Raum stehen. Nach etwa zwei Monaten ergab sich, dass einige *Penicillium*-Hyphen ihren Weg in bedeutende Tiefe, fast bis in die Nähe des anderen Schnittendes gefunden hatten. Nahm ich statt *Penicillium Botrytis,* so konnte ich die Hyphen nur ungefähr bis zur Mitte der ganzen Länge des Markstückes verfolgen.

H. Kork. — In der üblichen Weise behandelte Korklamellen waren schon nach vier Tagen von *Botrytis cinerea* durchbohrt. Nach Digeriren mit warmer Kalilauge, Behandeln mit Salzsäure und Färben mit Congoroth liess sich der Verlauf der Hyphen gut verfolgen. Haftorgane waren schwach oder gar nicht entwickelt.

Die Fäden von *Penicillium* waren nach zehn Tagen 20 Zelllagen tief eingedrungen.

J. Fichtenholz. — In sterilisirtem, mit Pflaumendekokt injicirtem Holz drangen sowohl *Penicillium* als *Botrytis* vor. Allgemein waren die Hyphen durch die Tüpfel in die Tracheïden eingedrungen, in denen sie vorwiegend fortwucherten. Bis jetzt wurde also nur eine Durchbohrung der Schliesshäute gesehen, und es muss unentschieden bleiben, ob diese Pilze die dickere Holzwand auch zu durchbohren vermögen.

K. Chitinhaut. — Von verschiedenen Pilzen ist die Fähigkeit bekannt, Chitinhäute zu durchbohren, so für *Cordyceps militaris*

durch de Bary[1]), für *Entomophthora radicans* und *Empusa Muscae* durch Brefeld[2]) und für gewisse auf nematodenartigen Würmern lebende Schimmelpilze durch Zopf[3]).

Ich bin in der Lage, diesen Beobachtungen einige neue Thatsachen anzureihen, indem ich die Keimschläuche von *Botrytis Bassiana*[4]) und *B. tenella* zum Durchbohren eines sterilisirten Fliegenflügels veranlasste, wobei der Flügel sich wiederum auf einem Nährboden (5 % Gelatine, 2 % Fleischextract und 0,5 % Pepton) befand. Die Durchbohrung fand unter Bildung unbedeutender Haftorgane statt. Andererseits machte ich ähnliche Versuche mit sterilisirtem, hinteren Flügel des Maikäfers und säete die Sporen von *Botrytis tenella* nach Benetzung mit einer Nährflüssigkeit darauf. Auch hier erfolgte nach einigen Tagen Durchbohrung des Objectes.

Versuche mit *Botrytis cinerea* und *Penicillium glaucum* führten dagegen zu negativen Resultaten.

Mit *Saprolegnia ferax* habe ich ähnliche Versuche mit Benutzung des Flügels der Stubenfliege angestellt, ohne eine Durchbohrung zu erreichen. Bei einer gelegentlichen Untersuchung eines von *Saprolegnia* befallenen Mehlwurmes fand ich, dass die Schläuche meistens durch die zarte Haut an der Grenzstelle zweier Segmente oder durch die Stigmen in das Innere hineingewachsen waren.

VI. Vorgang des Durchbohrens.

Bei der Durchbohrung haben wir meist folgendes Bild. — Zuerst Haftorganbildung, dann Entwickelung der Infectionsfäden

---

1) Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze etc., 1884, p. 399.

2) Untersuchungen über die Entwickelung der *Empusa Muscae* und *Empusa radicans* (Abhandl. d. naturf. Gesellsch. zu Halle, 1873, Bd. XII, p. 18—19 u. 29).

3) Zur Kenntniss der Infectionskrankheiten niederer Thiere und Pflanzen (Nova Acta Halle, 1888, Bd. LII, No. 7).

4) De Bary constatirte auch eine Durchbohrung der Keimschläuche von *Botrytis Bassiana* durch die Haut von *Sphinx euphorbiae* und zweifellos, wie er meinte, auch von *Bombyx Mori* und *B. Pini* (Zur Kenntniss insectentödtender Pilze, Botan. Zeitung 1869, p. 589).

und schliesslich das Einwachsen der letzteren in das Innere. Doch kann in vielen Fällen eine Durchbohrung ohne jede Haftorganbildung eintreten. Ich hatte Gelegenheit zu beobachten, dass die *Botrytis*-Hyphen, welche sich in einem relativ nährstoffreichen Medium befanden, eine Zwiebelschaleepidermis mit den Spitzen durchbohrten, sobald sie mit der Haut in Berührung kamen.

Auf diese Thatsache hat de Bary[1]) schon seiner Zeit aufmerksam gemacht und behauptet, dass die Pilze in diesem Falle im Stande sind zu secerniren, so dass sie ohne Haftorganbildung die Haut direct beim Auflösen zu durchbohren vermögen. Marshall Ward[2]) giebt auch ein ähnliches Beispiel bei der Lilie-*Botrytis* an, bei welcher er die Durchbohrungsprocesse genau verfolgte.

Die Haftorgane sind gewöhnlich mehr oder weniger keulenförmige Gebilde. Zuweilen stellen sie reichlich verzweigte, quastenförmige Gestalten dar, manchmal indessen bleiben sie einfache Fäden, die sich von den übrigen Theilen des Mycels kaum unterscheiden lassen. Dieses letztere gilt besonders für *Penicillium glaucum,* bei welchem kaum ein deutliches Haftgebilde vorkommt. In diesem Falle entsprechen die dem Substrate angeschmiegten Hyphen den Haftorganen und können als solche functioniren.

Den Haftorganen entspringen in der Regel eine oder mehrere Ausstülpungen, die Infectionsfäden[3]), im Allgemeinen an den Berührungsstellen mit dem Substrat. In dem Falle aber, wo einfache, der Unterlage fest anliegende Hyphen die Haftorgane vertreten, entstehen an der Hyphenunterseite an verschiedenen Orten kugelartige Anschwellungen, aus denen Ausstülpungen sich entwickeln. So fand ich es bei *Botrytis cinerea,* aus dessen Mycel zwei, drei oder auch mehrere Fortsätze an jeder der oben genannten Stellen entsprangen.

---

1) Ueber einige Sklerotinien und Sklerotienkrankheiten, l. c., p. 411—412. Vergl. auch Büsgen, Ueber einige Eigenschaften der Keimlinge parasitischer Pilze, l. c., p. 56—57.

2) On a lily-disease, l. c., p. 342—343. Vergl. Fig. 57, 58.

3) Vergl. Büsgen, ebenda, l. c., p. 58.

De Bary[1]) hat gezeigt, dass die Haftorgane in Folge des Contactreizes oder passender „Druckreizes“, wie er sich ausdrückt, entstehen. Büsgen's erwähnte Arbeit giebt fernere Beweise für die Richtigkeit von de Bary's Anschauung, und meine diesbezüglichen Versuche ergeben eine weitere Bestätigung insofern, als die Bildung der Haftorgane beschleunigt und vervielfältigt wird, wenn chemotropische Reize sie gegen die Haut lenken und eine Anpressung an diese erzielen resp. begünstigen. Eine bessere Ernährung ist zudem der Pilzentwickelung günstig und auch deshalb wird ferner noch die Durchbohrung gefördert.

Verdickungserscheinungen an den durchbohrenden Hyphen. — Unger[2]) führt zur Unterstützung seiner Annahme, dass die Tüpfel der Tracheen an beiden Seiten offen stehen, ein Beispiel an, wo die Pilzfäden durch die Tüpfel der *Pinus*-Arten ohne Formänderung durchgehen, und bemerkt: „Es scheint die Durchdringbarkeit einer Pilzzelle durch eine fremde Membran nur dadurch ermöglicht zu sein, dass die Durchbohrungsstelle sich auf das Minimum des Lumens verkleinert.“ De Bary[3]) schildert auch das Verhalten des durchbohrenden Pilzfadens. — Die Hyphe kann „innerhalb der zu durchbohrenden Membran annähernd die gleiche Breite behalten wie aussen oder aber beträchtlich verschmälert eingeschnürt sein“. Als Beispiele des letzteren Falles giebt er die *Uredineen*-Sporidien und die meisten intercellularen *Chytrideen*, zumal *Synchytrien* an, deren Keimschläuche beim Durchbohrungsprocesse äusserst dünne Fortsätze durch die Membran senden. Die von anderen Autoren beobachteten Durchbohrungen durch parasitische Pilze zeigen mehr oder weniger dasselbe Bild, nämlich die von Unger resp. de Bary angeführte Erscheinung. Ich selbst hatte Gelegenheit auch jene Verschmälerung bei den durch die Seitenwände der Zwiebelepidermis wachsenden Hyphen von *Botrytis cinerea* zu sehen.

Dagegen beobachtete ich in einem anderen Falle eine ganz

---

1) Ueber einige Sklerotinien und Sklerotienkrankheiten, l. c., p. 382, 412.

2) Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pflanzen (Sitzungsber. d. k. Akad. d. W. zu Wien, math.-naturw. Klasse, Bd. L, Abth. I, 1864, p. 132).

3) Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze etc., 1884, p. 390.

andere Erscheinung, indem an einer Hyphe, die eine feste, nicht zu dünne Haut (Collodiumhaut) durchbohrt hatte, an der Durchbohrungsstelle eine eigenartige Verdickung eingetreten war, und zwar derart, dass die in der Versuchshaut befindlichen Theile der Pilzfäden den gewöhnlichen Durchmesser um das Mehrfache übertrafen (Fig. 3).

Diese verdickten Hyphentheile verliefen gewöhnlich in der Haut unregelmässig-schraubig und gingen beim Austritt aus der Unterseite auf ihre normale Dicke wieder zurück. Dazu fand gewöhnlich an der Austrittsstelle Verzweigung statt.

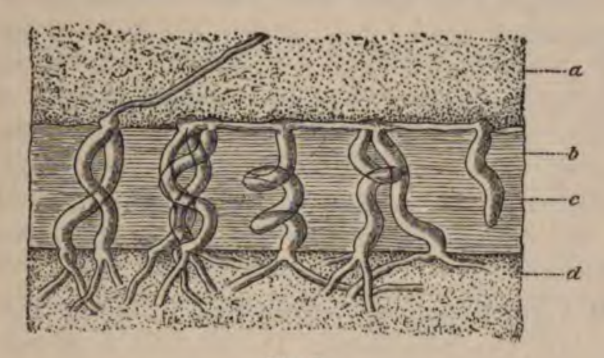


Fig. 3.

Schematische Darstellung der Verdickungserscheinung bei der Durchbohrung der *Botrytis cinerea* durch Collodiumhaut. *a* sterile Gelatineschicht; *b* Collodiumhaut; *c* Hyphe; *d* fertile Gelatineschicht. Vergr. 150.

Diese Erscheinung wurde auch für *Penicillium* in dickeren Collodiumhäuten beobachtet.

Vielleicht wird diese Anschwellung theilweise durch den ansehnlichen Widerstand veranlasst, welcher mit der Erschwerung des Fortschreitens zu einer Anschwellung führt. Auch der schraubenartige oder unregelmässige Verlauf ist wahrscheinlich in einem hohen und zugleich unregelmässigen Widerstande zu suchen.

Offenbar wirken bei dem Durchbohren chemische und mechanische Actionen so zusammen, dass die lösende und erweichende

Wirkung der Enzyme die Möglichkeit für mechanisches Eindringen schafft.

VII. Mechanische Effecte.

Die hohe mechanische Energie, welche wachsende Organe zu erzielen vermögen, wurde in neuester Zeit von Pfeffer[1]) eingehend studirt. Diese Energie ist demnach auch, wie Peirce[2]) zeigte, ausreichend, um Wurzeln ein Einwachsen in lebende Gewebe etc. zu ermöglichen.

Wie weit Pilzfäden aber mechanische Druckleistung zu erzielen vermögen, ist noch nicht näher untersucht. Pfeffer[3]) hat gelegentlich seiner oben citirten Arbeit die Frage aufgeworfen, ob die zarten Hyphen überhaupt einen festen Körper auf rein mechanischem Wege durchbohren können. Jedenfalls ist solches wohl möglich, da eben der Querschnitt des Fadens minimal ist, die absolute Kraft also nur gering zu sein braucht. Von vornherein ist es aber wahrscheinlich, dass die Pilze ebenso gut wie höhere Pflanzen relativ hohe Druckleistung erzielen können.

Als Versuchshaut, auf welche Pilze in keinem Falle lösend wirken, also nur mechanisches Durchbohren in Frage kommen konnte, benutzte ich Goldblättchen. Da aber das in dem 24-karätigen Gold enthaltene Kupfer schädlich ist, wurde dasselbe mit Salpetersäure ausgezogen.

Auf der so präparirten Haut wurden in üblicher Weise Aussaaten der Pilzsporen gemacht. *Botrytis cinerea* hatte nach $1^1/_2$ Tagen durchbohrt. Es war hierbei ganz sicher, dass die Hyphen durch die Haut und nicht etwa durch präformirte Löcher gegangen waren. Die im Goldhäutchen sich findenden sehr

---

1) Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen (Abhandl. d. math.-physiol. Kl. d. kgl. sächs. Gesellsch. d. Wiss. zu Leipzig, 1893, Bd. XX, p. 420).

2) Eindringen von Wurzeln in lebendige Gewebe (Botan. Zeitung 1894, Orig.-Abhandl., p. 169). Vergl. auch Detlefsen, Ueber die von Ch. Darwin behauptete Gehirnfunction der Wurzelspitzen (Arbeit. d. botan. Inst. in Würzburg, 1882, Bd. II, p. 630) und Peirce, A contribution to the physiology of the genus *Cuscuta* (Ann. o. bot., vol. VIII, 1894, p. 101 u. s. w.).

3) Ebenda, l. c., p. 279.

kleinen, mikroskopisch zum Theil nicht mehr wahrnehmbaren Spalten waren aber offenbar von Bedeutung für die Diosmose des Lockmittels und somit für das Durchdringen.

Hyphen von *Penicillium glaucum* durchbohrten das Blättchen ebenfalls; mit den anderen Pilzarten habe ich keine Versuche angestellt, doch würde man voraussichtlich ein gleichartiges positives Resultat erhalten. Ein Versuch mit Pollenschläuchen ist mir nicht gelungen, wahrscheinlich wegen des Mangels an genügender Widerlage, welche für mechanische Arbeitsleistung immer unentbehrlich ist. Es ist aber wohl sicher, dass die Fähigkeit genügender Druckentwickelung bei den Pollenschläuchen ebenfalls vorhanden ist.

Eine Vorstellung über die Druckkraft versuchte ich nach der von Pfeffer[1]) angegebenen Methode zu gewinnen. Ich nahm eine $1\frac{1}{2}$ cm lange, geradlinige, cylindrische Glasnadel, deren Spitze 0,2 mm Durchmesser hatte und nach dem Modell eines Pilzfadens etwas abgerundet war. Für die Gewichtsaufnahme befestigte ich ein Stück Pergamentpapier am oberen Nadelende. Die Nadel wurde dann durch einen Glasring geführt und in senkrechter Stellung gehalten. Die Reibung, welche durch die Berührung der Nadel mit dem Ringe zu Stande kommen dürfte, wurde durch die Benutzung eines möglichst glatten Glasringes auf ein Minimum reducirt.

Um nun den zur Durchbohrung nothwendigen Druck zu ermitteln, wurde das der Gelatine aufgelegte Goldblättchen unter die Nadelspitze gebracht. Das eigene Gewicht der Nadel mit dem darauf geklebten Papierstückchen betrug zusammen 7 mg, und ein Zusatz von 35 mg, also ein totales Gewicht von 42 mg, veranlasste die Durchbohrung. Dieser Werth entspricht, auf die 0,03 □mm grosse Nadelspitze bezogen, einem Druck von 1,4 g pro □mm = 0,13 Atmosphären.

Hieraus würde folgen, dass die Pilzfäden, welche das Goldhäutchen durchbohrten, einen Druck von etwas mehr als $\frac{1}{10}$ Atmosphäre entwickeln mussten. Das entspricht aber einem sehr ge-

---

1) Ebenda, l. c. Dieselbe Methode hat Peirce (Eindringen von Wurzeln in lebendige Gewebe, l. c.) in seinen Versuchen für die mechanische Betriebskraft der Wurzel angewendet.

ringen absoluten Druck, da die Querschnittsfläche der Hyphen von *Botrytis cinerea* nur etwa 0,000033 □mm[1]) beträgt. Ein Druck von 0,046 mg würde unter obigen Voraussetzungen zum Durchbohren der Goldhaut ausreichen.

In gleicher Weise führte ich die Druckmessung für den Widerstand der Epidermis der Zwiebelschale, des Blattes von *Tradescantia procumbens* und auch der Collodiumhaut durch. Bei diesen Versuchen, wo ein schwereres Gewicht zugesetzt werden musste, substituirte ich ein dünnes Korkblatt für das Papierstückchen und benutzte in einigen Fällen eine Metallnadel. Die Versuche gaben folgende Werthe für:

Epidermis der inneren Seite der Zwiebelschale von *Allium Cepa*	3,5 Atm.
Oberseite des Blattes von *Tradescantia procumbens* .	4,9 „
Collodiumhaut von 0,18 mm Dicke	7,4 „

Es ist nun wahrscheinlich, dass auch Pilze unter Umständen Druckwirkungen bis zu sieben und mehr Atmosphären nach aussen entwickeln, und sicher spielt die mechanische Wirkung stets eine Rolle mit. Doch kommen ebenso zweifellos chemische Wirkungen und wohl meist in hervorragender Weise in Betracht.

Natürlich geben diese Versuche mit Nadeln kein genaues Bild für die von den Pilzfäden ausgeübte Druckwirkung. Denn bei diesen wächst immer nur die Spitze, die Länge des Weges verändert also nicht den Widerstand, während dieser bei einer Nadel natürlich mit der zunehmenden Reibungsfläche steigt[2]).

Analog dem Wachsthum der Wurzeln oder *Cuscuta*-Haustorien in widerstandsfähige Medien ist bei dem mechanischen Eindringen der Pilzfäden in feste Häute das Fixiren der Hyphen unentbehrlich. Die Bildung distincter Haftorgane oder das Anhaften der Hyphen bezweckt die Schaffung einer Widerlage. Die haftorganartigen Gebilde kleben öfters auf der Hautoberfläche so

---

1) Der Durchmesser eines Pilzfadens ist bekanntlich verschieden, je nach Verhältnissen. In gutem Nährmedium wird er viel dicker als in schlechtem. Die vorstehende Messung habe ich direct von demselben Faden genommen, welcher das Goldblatt durchbohrte.

2) Vergl. Pfeffer, ebenda, l. c., p. 345.

fest, dass energisches Abspülen mit Wasser sie nicht abreissen kann[1]). In manchen Fällen functionirt als Widerlager ein Theil Mycel, welches an einer ganzen Strecke auf der Haut kriecht und ebenso fest klebt wie ein Haftorgan.

Bei der genaueren Untersuchung der in der Durchbohrung begriffenen Hyphenspitze verräth sich der ausgeübte Druck öfters direct dem Auge, wie ich bei den Präparaten von Cellulosehäuten oder Zwiebelschaleepidermis nachweisen konnte, indem unter dem Drucke der eindringenden Hyphenspitze eine trichterförmige Einsenkung der der Durchbohrungsstelle benachbarten Hauttheile verursacht wurde. — Wiederum ein Beweis, dass es nicht die Lösungsvorgänge allein sind, welchen das Zustandekommen des Eindringens zuzuschreiben ist.

Wächst der Pilzfaden in weiche Cellulosehaut, so ist die Entwickelung des ansehnlichen mechanischen Druckes unnöthig, da ohnehin die Haut durch die ausgeschiedenen Secrete stark erweicht werden dürfte. Wenn aber Hyphen ihren Weg in widerstandsfähigere Medien, z. B. in dicke Collodiumhaut suchen, so scheint mit der nothwendigen höheren Druckentfaltung die Neigung zu abnormen Gestaltungen in der Haut zuzunehmen.

VIII. Chemische Wirkungen.

Die chemischen Wirkungen der Pilze auf organische Körper, bestehend z. B. in einer Corrosion von Stärkekörnern, einer Auflösung von Cellulosewänden etc., sind schon früher sicher gestellt worden, und so gab de Bary[2]) eine ausführliche Schilderung der Wirkung der Hyphen von *Peziza Sclerotiorum* auf ihre Wirthspflanze an und demonstrirte dieselbe auch mit dem aus den pilzbehafteten Rüben ausgepressten Safte. Die Zellmembranen waren dadurch theilweise gelöst, gequollen und ihr Verband gelockert; das Protoplasma war gebräunt, geschrumpft und schliesslich abgestorben. Marshall Ward zeigte ebenfalls in seiner

1) Vergl. Marshall Ward, On a lily-disease, l. c., p. 327 und Fig. 22, 23. Vergl. auch Büsgen, Ueber einige Eigenschaften der Keimlinge parasitischer Pilze, l. c., p. 58.

2) Ueber einige Sklerotinien und Sklerotienkrankheiten, l. c., p. 415.

oben citirten Arbeit[1]) die grosse Bedeutung chemischer Wirkung, indem er die Quellung und partielle Lösung der Gewebe der Lilientheile direct nachwies[2]).

Damit ist aber noch nichts über die Natur der von Pilzen in anderen Fällen eventuell ausgeschiedenen Enzyme gesagt. Aus dem Nachweise jedoch, dass die Hyphen einer Pilzart eine Haut durchbohren, während die der anderen es nicht zu thun vermögen, geht hervor, dass die beiden Pilzarten in Bezug auf ihre Secretionseigenschaften verschieden sein müssen, da dies offenbar mit dem Unterschiede der mechanischen Triebkraft nichts zu thun hat. So haben z. B., wie ich bewies, *Botrytis Bassiana* und *B. tenella* die Fähigkeit, die Chitinhäute zu durchbohren, während dies weder bei *Botrytis cinerea*, noch bei *Penicillium glaucum* der Fall ist.

Ferner ist auch ein biologisch bedeutungsvolles Moment, dass dieselbe Pilzart öfters wohl mehrere Fermente absondern und somit verschiedenartige Häute zur Auflösung bringen kann[3]). Unsere *Botrytis cinerea* sowie *Penicillium glaucum* können verschiedene Membranen durchbohren, und das dürfte wahrscheinlich der Fähigkeit vielfältiger Enzymausscheidungen zuzuschreiben sein.

Denn die Thatsache, dass gewisse Pilzfäden unter Umständen eine Haut direct zu durchbohren vermögen, ohne die für eine mechanische Arbeitsleistung unentbehrliche Widerlage in Gestalt von Haftorganen zu bilden[4]), zeigt uns, dass wir es hier vor-

---

1) l. c., p. 337 u. s. w.

2) Die Möglichkeit des Vorkommens eines derartigen Cellulose lösenden Fermentes bei den Pollenschläuchen habe ich früher hervorgehoben (Ueber Reizbewegungen der Pollenschläuche, Flora 1894, p. 90). Neuerdings hat Green Diastase und Invertin von den Pollenkörnern isolirt, doch konnte er die Existenz jenes „Cytolist" nicht sicher constatiren (Researches on the germination of the pollen grain and the nutrition of the pollen tube, Philos. Trans. o. Roy. Soc. o. London, Vol. 185 [1894], p. 385—409).

3) Vergl. Zopf, Die Pilze, l. c., p. 451. Der vor Kurzem von Bruhm untersuchte Pilz *Homodendron Hordei* scheidet nach dem Autor mehrere Fermente aus (Zopf, Beiträge zur Physiologie und Morphologie niederer Organismen, 1894, 4. Heft, p. 25).

4) Vergl. Anfang des Capitel VI.

wiegend mit chemischen Wirkungen zu thun haben. Hier findet offenbar eine partielle Lösung und Quellung der Membranen durch die Secrete statt, wodurch ein minimaler Aufwand mechanischer Energie schon zur Durchbohrung der Häute führt.

Uebrigens erinnere ich hierbei an das Eindringen von Amöben und Bakterien, besonders der pathogenen, in das Innere der Organismen. Auch hier wird das Eindringen wahrscheinlich durch die chemischen Wirkungen der Parasiten ermöglicht.

Meine oben angeführten Versuche gestatten einen Einblick in die Bedingung für das Eindringen der parasitischen Pilze. Doch handelt es sich nur um allgemeine Studien; die besonderen Verhältnisse müssen für jeden concreten Fall aufgeklärt werden.

Ein Hauptfactor für das Eindringen ist naturgemäss erstens das Keimen der Sporen, welches, wie bekannt, vor Allem von der Feuchtigkeit[1]) der Umgebung abhängig ist. Nach der Keimung der Sporen ist weiter eine kräftige Ernährung zur Bildung einer üppigen Mycelentwickelung eine wesentliche Bedingung.

Ob dann aber ein wachsender Pilz in das Innere der Pflanze eindringt, das hängt wiederum von verschiedenen Umständen ab. Wenn das Eindringen eine Durchbohrung der Epidermiswandung fordert, so wird natürlich den Weg in's Innere nur ein Pilz finden können, welcher die Wandung zu durchbrechen vermag. Doch wird bei solcher Fähigkeit eine Durchbohrung keineswegs immer ausgeführt, vielmehr kommt eine solche der Regel nach nicht zu Stande, wenn nicht chemotropische Reize mitwirken. Demgemäss muss also eine Verletzung von Zellen im Inneren, überhaupt jedwelche Secretion von Stoffen, die durch ihre Diffusion in der Epidermis chemotropisch wirken, einen bedeutenden Einfluss auf den Erfolg haben. So ist auch wohl verständlich, warum, ebenso wie beim Experiment, Pilze keineswegs immer, wohl aber unter bestimmten Verhältnissen eindringen. Analoges gilt auch bezüglich des Eindringens durch Spaltöffnungen, in

1) Vergl. Kühn, Die Krankheiten der Kulturgewächse, 1858, p. 12 u. s. w. und andere Literatur über Pflanzenkrankheiten.

welche die Pilzfäden zumeist auch nur ihren Weg bei entsprechender chemotropischer Reizung finden und dann im Inneren eventuell in die Zellen eindringen.

Eine Verletzung wird also sowohl durch die chemotropische Action der Secrete, wie durch Herstellen von leichter zugänglichen Eingangspforten in Betracht zu ziehen sein. Die Widerstandsfähigkeit der Haut ist ja jedenfalls von hoher Bedeutung und meine Versuche zeigten ja auch, dass bei gleicher Qualität die dickere Haut langsamer oder auch gar nicht durchbohrt wurde. So ist auch deshalb schon leicht zu verstehen, dass parasitische Pilze öfters nur in jüngeren Pflanzentheilen eine Infection erzielen[1]).

Immerhin ist es nicht unwahrscheinlich, dass noch mancherlei besondere Verhältnisse dahin wirken, dass bestimmte Pilzarten in der Natur gerade in bestimmte Pflanzenarten leicht eindringen. Neben specifischer Reizwirkung, an die man u. A. auch denken kann, wäre es auch möglich, dass gerade in bestimmter Wechselwirkung eine Pilzart erst kräftige Secretion eines Fermentes erzielt. Denn das solche von der Natur der dargebotenen Nahrung abhängige Enzymsecretion vorkommt, ist für Bakterien bekannt.

Mit dem Eindringen ist aber wieder nicht gesagt, dass der Pilz sich weiter ausbreiten und erhalten kann. Denn so gut wie nicht jeder Nährboden für gutes Wachsen geeignet ist, wird auch nicht jede Pflanze eine günstige Ernährung bieten können[2]). Und in Beachtung aller dieser Umstände ist es wohl verständlich, dass dieselbe Pflanzenart, je nach Entwickelungsstadien gesunder oder krankhafter Zustände u. s. w., verschiedene Resistenz gegen die auf sie gelangenden Pilze zeigt[3]).

---

1) Vergl.: de Bary, Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze etc., 1884, p. 391 und auch die mykologischen Arbeiten von Kühn, Brefeld u. A.

2) Vergl.: de Bary, ebenda, p. 390; Zopf, Die Pilze, l. c., p. 503—504; Flügge, Die Mikroorganismen, 1886, p. 510; Baumgarten, Lehrbuch der pathologischen Mykologie, 1890, Bd. II, p. 903.

3) Hierauf bezieht sich die bisher viel bestrittene Prädispositionsfrage. Man vergl.: Sorauer, Handbuch der Pflanzenkrankheiten, 1886, Bd. I, p. 4 u. s. w.; de Bary, Vorlesungen über Bakterien, 2. Aufl., 1887, p. 91—93; Baumgarten, ebenda, Bd. I, p. 93 u. s. w.

Da unsere Erfahrungen in richtiger Anwendung die Möglichkeit bieten, wohl einen jeden parasitischen oder saprophytischen Pilz zum Eindringen in Pflanzen zu bewegen, so eröffnet sich hiermit ein weiteres Feld für wissenschaftlich und practisch wichtige Studien, denen es wohl auch gelingen dürfte, die Gründe zu ermitteln, welche es bedingen, dass in der Natur parasitische Pilze gewöhnlich nur auf einer oder auf wenigen Pflanzenarten gefunden werden.

Zum Schluss sei es mir gestattet, meinem hochgeehrten Lehrer, Herrn Geheimrath Professor Dr. Pfeffer, meinen aufrichtigen Dank für die freundliche Anregung, die er mir während meines Aufenthaltes im botanischen Institute der Universität zu Leipzig gegeben hat, auszusprechen.

Ueber Schwärmsporenbildung bei den Tilopterideen und über Choristocarpus tenellus (Kütz.) Zan.

Von

P. Kuckuck in Helgoland.

Mit Tafel IV und 1 Textfigur.

Im Jahre 1889 veröffentlichte Reinke seine wichtigen Untersuchungen über die Tilopterideen[1]), welche durch die Auffindung von *Haplospora globosa* Kjellm. und *Scaphospora speciosa* Kjellm. in der Ostsee und derjenigen von *Tilopteris Mertensii* (Engl. Bot.) Kütz. und *Haplospora* bei Helgoland veranlasst wurden. Hier giebt der Verfasser eine kurze, aber vollständige historische Uebersicht der einschlägigen Literatur, und da die seitdem erschienenen Arbeiten sich hauptsächlich auf neue Fundorte beziehen, so kann ich mich dieserhalb mit einem Hinweis auf Reinke's Arbeit begnügen. Am Schlusse des historischen Theiles gedenkt er auch des *Ectocarpus geminatus* Menegh. und citirt einen darauf bezüglichen Passus aus den „Études phycologiques“[2]).

Im Jahre 1891 förderte sodann Bornet die Kenntniss der kleinen Phaeophyceengruppe durch eine Abhandlung mit dem Titel: „Note sur quelques Ectocarpus“[3]), in welcher er, ausser genaueren Details über die Antheridien von *Tilopteris* und abgesehen von anderen hier vorläufig nicht in Betracht kommenden

---

1) Reinke, Ein Fragment aus der Naturgeschichte der Tilopterideen (Botan. Zeitung 1889, No. 7—9).

2) Thuret et Bornet, Études phycologiques, 1878, p. 24.

3) Bornet, Note sur quelques Ectocarpus, 1891 (Bullet. de la Soc. bot. de France, Heft 6).

Untersuchungen, auch dem nunmehr als *Haplospora Vidovicchii* (Kütz.) Bornet bezeichneten *Ectocarpus geminatus* Menegh. einen ausführlicheren durch Abbildungen illustrirten Abschnitt widmet.

Bei einem zweimonatlichen Aufenthalte an der Meeresstation in Rovigno im Frühjahr 1894 habe ich *Haplospora Vidovicchii* wiederholt gesammelt und die Beobachtungen, welche ich an dem in Rovigno erbeuteten, besonders aber an dem später nach Helgoland übergeführten und hier weiter gezüchteten Material gemacht habe, scheinen mir Interesse genug zu verdienen, um eine Veröffentlichung zu rechtfertigen.

Die Geschichte unserer Tilopteridee unter erschöpfender Citirung der sie betreffenden Literatur giebt Bornet, welchem auch das Verdienst gebührt, die etwas verworrene Synonymie gelichtet zu haben. Ich kann mich deshalb auch hier wieder auf diesen Hinweis beschränken und gehe gleich dazu über, die von Bornet gebrachten Ausführungen hier kurz zu referiren, um daran ausführlicher die neu von mir gefundenen Daten anzuknüpfen.

Nach einigen Bemerkungen über das Vorkommen der Pflanze im Freien (s. u.) bespricht der Verfasser kurz den vegetativen Aufbau, wobei er die subdichotome Verzweigung, das Auslaufen in ein hyalines Haar („Les rameaux .... sont terminés par un poil hyalin"), das Vorhandensein von kurzen, im rechten Wirtel abgehenden Zweigchen und das Fehlen der Längswände erwähnt. — Sodann werden als „einzige bisher bekannte Form der Fructification" die „uniloculären Sporangien" beschrieben unter Hinweis darauf, dass in denselben nur eine cilienlose Spore entsteht, deren Austritt und Keimung beobachtet wurde und deren Bau hauptsächlich durch Citirung der Reinke'schen Arbeit erläutert wird. Es folgen dann kritische Bemerkungen, welche unter Anderem zeigen, dass die von Hauck in den „Beiträgen"[1]) beschriebenen Trichosporangien einem anderen Ectocarpus angehören. Den Schluss machen Bemerkungen über die Synonymie.

Das erste Mal fand ich *Haplospora Vidovicchii* zu Anfang März an den Felsen der Insel Bagnole, in der Nähe von Rovigno,

---

1) Hauck, Beiträge zur Kenntniss der adriatischen Algen, 1878 (Oesterr. botan. Zeitschrift, p. 221).

der Insel St. Catarina gegenüber. Die kleine, nur mit niedrigem Gebüsch bewachsene Insel erhebt sich buckelförmig mit ihren zerfressenen Dolomitenkalkwänden aus dem Meer und ist dem Anpralle der Wellen preisgegeben. Unsere Tilopteridee bildete dort in der Wasserlinie 0,5—1,5 cm hohe, hellgelbbraune, unten dicht klumpig-verworrene Büschelchen, die, an *Ectocarpus irregularis* Kütz., mit dem sie auch zusammen wuchsen, erinnernd, bald dem Felsen direct aufsassen, bald an anderen Algen, z. B. *Corallina rubens*, hafteten. — Mitte März sammelte ich *H. Vidovicchii* dann im Hafen von Rovigno, wo sie an der geschützten Seite des Molo grosse dunkelbraune, flottirende Watten bildete, deren Länge nach Decimetern maass. Man sieht, die Pflanze zeigt auch in der Adria genau dieselben Varietäten, welche Bornet (l. c.) schildert.

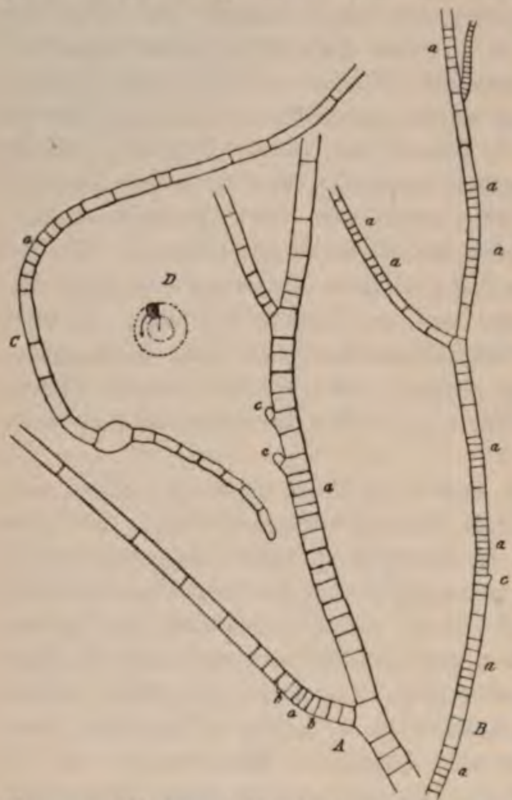
Die erst beschriebenen Büschel trugen meist reichlich die wohl bekannten und von Bornet beschriebenen und abgebildeten Sporangien, während die letztbeschriebene Habitusform weit spärlichere Fortpflanzungsorgane derselben Art trug. Auch war sie viel weniger reich verzweigt wie die erste, obgleich der Wachsthumsmodus, welcher durch die Fig. 1 u. 2 auf Taf. IV und die umstehende Figur (p. 294) erläutert wird, in beiden Fällen im Wesentlichen der gleiche ist. Wir haben hier einen Fall des trichothallischen Wachsthums[1]), bei welchem in dem zerstreut verzweigten Thallus intercalare Theilungen häufig, doch meist so auftreten, dass sie das Bild des trichothallischen Vegetationspunktes nicht stören. Fig. 1 u. 2 stellen Zweigstücke aus einem Büschel der Brandungsform dar. Die Verzweigung ist hier sehr regellos, doch lassen sich im Allgemeinen kräftigere, chromatophorenreichere Hauptsprosse erkennen, die schliesslich unter Vermittelung des trichothallischen Vegetationspunktes in eine chromatophorenarme Zellenreihe auslaufen und seitlich meist rechtwinkelig im Bogen aufsteigende, deutlich trichothallisch wachsende Zweige oder kurze, rhizinenartige Aeste tragen. Aus letzteren können wieder Adventivsprosse entspringen wie aus dem Hauptspross, der auch in seinem geschlungenen Ver-

1) Vergl. Janczewski, Observ. sur l'accroiss. du thalle des Phéosp., 1865 (Mem. Soc. scienc. nat., tom. XVIII).

lauf einen rhizinen- oder besser rhizomartigen Charakter annimmt. Die Sporangienbüschel entstehen aber ebenso oft, einem Adventivspross entsprechend, direct an ihm, wie an den Adventivsprossen selbst, und im Allgemeinen kann nur die grosse Unregelmässigkeit der Verzweigung betont werden. So endigt der Hauptspross, welcher in unserem Falle (Fig. 1) trichothallisch wächst, nicht selten wie eine Rhizine und die trichothallisch wachsenden, als Adventivsprosse entstandenen Fäden oder Zweige aller Ordnung können in Menge jene kurzen Rhizinen, welche Bornet abbildet und näher beschreibt, und deren verschiedenes Wachsthum er hervorhebt, produciren. Die „masse protoplasmique brune" in der terminalen Zelle dieser Rhizinen, von der Bornet spricht, rührt von der dichteren Lagerung der Chromatophoren her; die Rhizinen wachsen nämlich mit einer Scheitelzelle (Fig. 2), ein Wachsthumsmodus, der den entsprechenden Organen aller Phaeophyceen und allen kriechenden Phaeosporeen eigen sein dürfte, aber bisher übersehen oder doch zu wenig beachtet wurde.

Die Textfiguren *A* und *B* (p. 294) geben weiterhin zwei Partien aus der flottirende Watten bildenden Form. Bei dem unteren Ast in Fig. *A* ist der trichothallische Vegetationspunkt deutlich um die Zelle *a* centralisirt, deren beide Tochterzellen von gleicher Höhe sind. Auch die darunter und die darüber liegenden Zellen *(b)* haben sich getheilt, aber man beachte, dass bei jener die untere Tochterzelle, bei dieser die obere rascher in die Länge wächst. Im Mutterspross haben wir mehrere intercalare Theilungen mit zwei adventiven Zweiganlagen bei *cc*, während der trichothallische Vegetationspunkt wenig hervortritt. In der zweiten Fig. *B* fallen die rhythmischen Theilungszonen bei *aaa* auf, eine Erscheinung, die ich bei *H. Vidovicchii* nicht selten beobachtete. Echte Phaeosporeenhaare besitzt *H. Vidovicchii* nicht. Der von Bornet angewandte und oben (p. 291) citirte Ausdruck könnte missverständlich sein. Es sind jene haarartigen, langzelligen, chromatophorenarmen und deshalb fast farblos erscheinenden, über der trichothallischen Theilungsregion liegenden Zweigspitzen, welche der französische Autor als „poil hyalin" bezeichnet. Vergleichen wir nun *H. Vidovicchii* hinsichtlich des Wachsthums, welches Reinke, l. c., ausführlich bespricht, mit

H. globosa Kjellm., so ergiebt sich, wie mich auch ein Vergleich von Präparaten lehrte, dass bei *H. globosa* das Wachsthum mehr gleichmässig intercalar erfolgt. Der trichothallische Vegetationspunkt wird in Folge dessen sehr undeutlich und die Verhältnisse ähneln jenen bei vielen Ectocarpen[1]). Längswände, die bei *H. globosa* so häufig sind und im unteren Theil zur Bildung eines Gewebekörpers führen, fehlen bei *H. Vidovicchii* gänzlich. — Die Art der Anheftung an das Substrat habe ich übrigens nicht verfolgt. Opponirte Stellung der Zweige kann als seltenere Ausnahme gelten, dagegen möchte ich die Aufmerksamkeit auf einen anderen Punkt lenken, die Insertionsstelle der Zweige und Sporangien. Sehr oft fand ich dieselbe nämlich nicht unter der oberen Querwand der Tragzelle gelegen, sondern so weit nach unten gerückt, dass der Zweig oder das Sporangium, bezw. das Sporangienbüschel von der Mitte der Tragzelle abging.



Heterospora (Haplospora) Vidovicchii. *A*, *B* Thalluspartien aus der Form des geschützten Standortes; *a a a* intercalare (oder trichothallische Vegetationspunkte); *c* Adventiväste; bei *b b* ungleiches Wachsthum der Tochterzellen, Vergr. $\frac{200}{1}$. *C* Keimende Monospore mit dem trichothallischen Vegetationspunkt bei *a*. Vergr. $\frac{100}{1}$. *D* Rotirende Zoospore. Starke Vergr.

1) Cfr. Kuckuck, Beiträge z. Kenntn. einiger Ectocarpus-Arten u. s. w., 1891 (Botan. Centralbl., Bd. XLVIII).

Dieselbe Stelle nehmen regelmässig die Rhizinen ein, welche nach den bei anderen Phaeophyceen bekannten Verhältnissen doch über der unteren Querwand entspringen müssten. Falkenberg[1]) hat für *Discosporangium* diese Art der Insertion zuerst beschrieben, wo sie freilich ausnahmslose Regel ist, während sie bei *H. Vidovicchii* nur eine sehr häufige Erscheinung darstellt.

Es dürfte nicht überflüssig sein, hier auch dem Bau der Sporangien noch einige Erläuterungen zu widmen, da sie für spätere Erörterungen wichtig sind. Hinsichtlich ihrer Stellungsverhältnisse kann ich auf die Bemerkungen bei Bornet verweisen.

Jedes Sporangium beherbergt eine Spore, welche auch bei ihrer Reife nur einen einzigen centralen Kern enthält, während die Sporen von *Haplospora globosa* in der Regel deren vier und die von *Tilopteris* auch eine Mehrzahl von Kernen besitzen. *Haplospora Vidovicchii* stimmt also hinsichtlich der Kernzahl mit der geschlechtlichen *Scaphospora* überein. Auch die Vertheilung der übrigen Inhaltskörper entspricht dem von Reinke beschriebenen Verhalten bei den anderen Tilopterideen. Um den centralen, ein deutliches Kernkörperchen zeigenden Kern gruppirt sich das Protoplasma in einer zwei Wabenschichten dicken Hohlkugel; die zarten Septen der Wabenwände enthalten zahlreiche kleine Physoden und eine mehr minder grosse Anzahl von Chromatophoren, welche ihre peripherische Lage verlassen haben (vergl. Fig. 12—14). Von der Oberfläche gesehen, erscheinen die wandständigen Chromatophoren in den Ecken eines Netzwerkes, dessen Fäden durch die im Profil gesehenen Physoden enthaltenden Septen und dessen Maschen durch den farblosen Wabeninhalt dargestellt werden. Ob der Wabeninhalt ähnlich wie bei den anderen Tilopterideen eine schleimige Beschaffenheit hat oder von mehr wässeriger Consistenz ist, vermag ich nicht zu sagen. — Die Physoden sind weit zarter und nicht so zahlreich wie bei *Haplospora globosa;* dafür besitzen die Chromatophoren aber wie in den vegetativen Zellen Pyrenoïde, welche *H. globosa* gänzlich fehlen. Der Kern ist, entsprechend der Gestalt der Sporangien, meist etwas ellipsoidisch, der centrale oder etwas seitlich ge-

1) Falkenberg, Ueber *Discosporangium*, ein neues Phaeosporeen-Genus, 1879 (Mittheil. a. d. Zoolog. Station z. Neapel, Bd. 1, p. 58).

lagerte Nucleolus meist etwas kleiner als ein Drittel der kleinen Achse des Kernes. Zuweilen hat das Sporangium eine keulenförmige Gestalt und scheint dann zwei Kerne zu beherbergen. Die beiden dunklen Stellen werden aber durch Chromatophorenanhäufungen hervorgerufen, welche ober- und unterhalb des spindelförmigen Kernes auftreten.

Es ist durchaus Regel, dass ein oder mehrere Sporangien auf einem einzelligen Stiel stehen. Sitzende Sporangien, wie sie Fig. 13 zeigt, gehören zu den Ausnahmen (vergl. w. u.). — Ebenso ist die Regel, dass die Waben in doppelter Hülle um den Kern stehen; viel seltener ist bei reifen Sporen nur eine einzige Wabenschicht vorhanden.

Hat der Sporeninhalt seine Reife erreicht, so umgiebt er sich mit einer eigenen, sehr feinen, aber festen Membran. Am besten kann man sie an der Basis erkennen, wo sie sich meist von der Sporangialwand etwas ablöst. Darauf tritt Verflüssigung der oberen Wandpartie des Sporangiums ein und die Spore wird mit einem Ruck ausgestossen. Da die Oeffnung der Sporangialhülse ungefähr so gross ist wie der Querdurchmesser der Spore, so braucht sich diese weder beim Austritt zusammen zu zwängen, noch den Rand der Oeffnung zu zerreissen. So haben die leeren Sporangialhülsen meist eine sehr charakteristische glockenförmige Gestalt (Fig. 4 bei *c*).

In Fig. 15 u. 16 wurde ein seltener Fall abgebildet. Das Sporangium hat sich hier durch eine Querwand in zwei ungleiche Fächer getheilt; der Inhalt des oberen, grösseren in Fig. 16 wurde während der Beobachtung als Spore ausgestossen, wobei die Ränder der Sporangienmembran zerlappt wurden. Das Schicksal, welches der Inhalt des unteren Faches erfuhr, ist mir unbekannt (vergl. unten).

Wir haben hier also wieder eine in der Hauptsache vollkommene Uebereinstimmung mit *H. globosa;* denn auch dort umgiebt sich die Spore bereits im Sporangium mit einer zarten Membran. Dasselbe giebt Reinke für *Tilopteris Mertensii* von Helgoland an, während er bei *Scaphospora speciosa* nackte Sporen beobachtete, die er geneigt ist als Eier anzusehen. Er hält darum ebenso wie die Sporen von *Haplospora* auch die von ihm beobachteten Sporen von *Tilopteris* für ungeschlechtliche Fort-

pflanzungsorgane und „trägt kein Bedenken, die ihm aus Helgoland zugegangenen Pflanzen für durchaus ungeschlechtlich zu erklären". Es ist schwer zu sagen, wie die Verhältnisse bei *Tilopteris* liegen. Ich habe sowohl im Sommer 1893, wie im Sommer 1894 bei Helgoland auch Geschlechtspflanzen gefunden, bei welchen Antheridien und Oogonien auf denselben Zweigen standen. Aber die Beobachtungen Bornet's und Reinke's scheinen doch entweder zur Annahme parthenogenetischer Keimung oder besonderer ungeschlechtlicher Generationen zu nöthigen. Vielleicht gelingt es bei fortgesetzter Beobachtung von lebendem Material hier Klarheit zu schaffen.

Ganz unzweifelhaft erscheint mir dagegen die ungeschlechtliche Natur der Sporen von *H. Vidovicchii* zu sein. Von keinem der Autoren, welche über die Pflanze geschrieben oder sie in Händen gehabt haben, wurden Antheridien gesehen, und ich selbst habe nie dergleichen Organe beobachtet, trotzdem mir reichliches Material vorlag. Freilich die unerwartete Entdeckung, über welche ich gleich berichten werde, zeigt, wie vorsichtig man gleichwohl sein muss.

Die Keimung der Sporen beginnt sofort nach dem Austritt und gelingt auch in den Kulturen mit grosser Leichtigkeit. Die beigegebenen Figuren (Fig. 18 u. 19 auf Taf. IV, *C* in der Textfigur) sind nach Keimpflänzchen gezeichnet, welche sich auf den am Boden der Kulturbehälter liegenden Objectträgern entwickelt hatten. — Die meist längliche, mit einer Membran bereits umgebene Spore treibt eine papillenförmige Verlängerung, der Kern wandert an die Uebergangsstelle zwischen Spore und Papille und theilt sich hier; der eine Tochterkern rückt gegen die Spitze der zu einem Schlauch auswachsenden Papille, der andere wandert nach dem Centrum der ursprünglichen Spore zurück. Zugleich tritt die erste Querwand auf, durch welche der Schlauch als einzellige Rhizine abgegliedert wird. Bald erscheint in demselben eine zweite Querwand, und gleichzeitig damit zeigt der entgegengesetzte Pol der Spore eine neue papillenförmige Vorwölbung, welche sich bei geringer Länge durch eine Querwand abtrennt und die einzellige Anlage des verticalen Thallus darstellt. Dieser pflegt nun rascher zu wachsen, als der nunmehr nur noch in der Spitzenzelle sich theilende und einen etwas gewundenen Verlauf

annehmende Wurzelschlauch. Nach Bildung der ersten Querwand verlängert sich die obere Zelle etwas stärker wie die untere, in beiden Zellen treten neue Querwände auf, so dass die Sprossanlage vierzellig wird. Nun ist es meist die drittoberste Zelle, welche sich theilt und den trichothallischen Vegetationspunkt markirt. In der Bornet'schen Fig. 5 tritt derselbe weniger deutlich hervor, als es in meinen Kulturen der Fall war. So ist derselbe in unserer Fig. 19, Taf. IV und Textfigur *C*, welche einen häufigen Fall darstellen, unverkennbar. — Von dem eben beschriebenen Verlauf treten nun sehr häufig mancherlei Abweichungen ein. Die Spore kann sich z. B. durch eine Querwand mitten durchtheilen und die Rhizine kann sich frühzeitig verzweigen. Die getheilte Spore kann auch mehrere Wurzelschläuche ohne verticalen Spross treiben, welcher erst aus einem Wurzelschlauch entsteht (Fig. 18), und Aehnliches mehr. Obgleich ich auch ältere Stadien als die abgebildeten beobachtete, sah ich doch keine Verzweigungen des Hauptsprosses (bei *a* in Fig. 19 ist jedoch eine Anlage bereits vorhanden), da ich meine Kulturen abbrechen musste.

Auch aus der leichten Keimbarkeit der Sporen erhellt deren Ungeschlechtlichkeit, welche schon durch das Fehlen der Antheridien fast zur Gewissheit erhoben wurde. Die Keimung verläuft anders wie bei *H. globosa*, bei welchem sich die Spore zu einem kleinen, später einen Wurzelschlauch bildenden Zellkörper entwickelt; dagegen scheint auch hier wieder mit den einkernigen Sporen von *Scaphospora speciosa*, von denen Reinke nur ganz junge Stadien beobachtete, Uebereinstimmung zu herrschen.

Schliesslich will ich nicht unerwähnt lassen, dass die Sporen zuweilen bereits im Sporangium keimen können (Fig. 17), worin wir ein Analogon wiederum bei *H. globosa* finden.

Als ich Ende April v. J. Rovigno verliess, waren einige der mit gemischten Beständen angesetzten Kulturen in so vortrefflichem Zustande, dass ich mir dieselben nach Helgoland senden liess. Obgleich sie im Berliner Aquarium in künstliches Meerwasser und in Helgoland aus diesem wieder in Nordseewasser übergeführt wurden, ging doch keine derselben zu Grunde, sondern alle dankten mir die aufgewandte Mühe durch einige werthvolle Beobachtungen, deren eine die Veröffentlichung dieser Abhandlung veranlasste.

Anfang Juni entwickelte sich in einem der Kulturbehälter ausser anderen Phaeosporeen auch eine dunkelbraune, schwimmende, Flocken bildende Phaeosporee von *Ectocarpus*-artigem Aussehen, welche äusserlich an die Form des geschützten Standortes von *H. Vidovicchii* erinnerte. Dieselbe trug reichlich sitzende uniloculäre Sporangien und erwies sich durch das freilich spärliche Vorkommen von Monosporangien zu meiner Ueberraschung in der That als zu *Haplospora Vidovicchii* gehörig.

Die Verzweigung der Pflanze und das Wachsthum stimmen durchaus mit den von *H. Vidovicchii*, speciell mit den für die flottirende Form oben beschriebenen Verhältnissen überein. Ausser dem trichothallischen Vegetationspunkt finden sich ebenso wie dort, aber in ganz besonders schöner Ausbildung die rhythmischen Theilungszonen. Auch mag ergänzend hinzugefügt werden, dass die bei der Brandungsform reichlich auftretenden kurzen Rhizinen hier viel seltener gebildet werden. Diese Uebereinstimmung und das ganze Aussehen der Pflanze deutet überzeugend darauf hin, dass sie in dem Kulturbehälter ihr zusagende durchaus normale Lebensbedingungen gefunden hatte. Der Zellinhalt ist schön entwickelt. Um einen rundlichen centralen, ein deutliches Kernkörperchen enthaltenden Kern gruppiren sich in meist einfacher Schicht einige grosse, von dem zarten Septenplasma begrenzte Vacuolen. In den Septen beobachtet man in lebhafter Bewegung von und nach dem Kern, wo sie etwas massenhafter vorhanden sind, die Crato'schen Physoden, während die rundlichen Chromatophoren durchaus wandständige Lage zeigen (Fig. 20). Meist sind dieselben in Theilung begriffen und bisquitförmig und ermangeln nie der Pyrenoide, welche vorzugsweise in der Nähe der Einkerbung zu zweien benachbart der inneren Fläche oder dem Rande des Chromatophors aufsitzen, sich also gleichzeitig mit diesem theilen. Sie zeigen die für *Ectocarpus siliculosus* von mir beschriebene Gestalt und sind also gewöhnlich nicht birnförmig wie bei *E. litoralis*. Ihr Vorhandensein ist bemerkenswerth, da sie den übrigen Tilopterideen durchaus fehlen. Zwischen den Chromatophoren bemerkt man vereinzelt oder in kleinen Gruppen die Physoden. — Der Zellinhalt stimmt mit dem der bei Rovigno im Freien beobachteten Pflanze überein; doch kommen dort, wie es auch sonst beobachtet wurde, bei den Chromato-

phoren Variationen zur stäbchenförmigen Gestalt vor, die sich besonders oft bei der Brandungsform finden (Fig. 15).

Die kugelförmigen, etwa 35—45 μ im Durchmesser haltenden Zoosporangien sind durchweg sessil und finden sich an beliebigen Zellen, nur nicht oberhalb des trichothallischen Vegetationspunktes, einzeln oder mit Vorliebe zu zwei opponirt (Fig. 3), seltener in kleinen Wirteln zu drei oder vier (Fig. 6), meist die Mitte der vegetativen Zelle einnehmend. Gern entspringen sie auch einem kurzen Seitenast gegenüber oder sitzen an der Basis desselben (Fig. 5), weniger häufig neben demselben an seiner Tragzelle (Fig. 7, vergl. den entsprechenden Fall, den Bornet für ein Monosporangium l. c. Fig. 1 abbildet). Dass die Fäden mit den Zoosporangien wirklich zu *Haplospora Vidovicchii* gehören, wird ganz unzweifelhaft durch das gemeinschaftliche Vorkommen von Monosporangien und Zoosporangien an derselben Zellenreihe bewiesen (Fig. 4). Hierbei mag bemerkt sein, dass jene ebenso ausnahmslos gestielt zu sein pflegen, als diese sessil sind; wenn trotzdem Fig. 13 sessil opponirte Monosporangien zeigt, so haben wir in dieser Stellung einen Fall jener interessanten Uebergangsbildungen von einer Fruchtform zur anderen zu sehen, wie ich sie z. B. für *Ectocarpus penicillatus* Ag. nachgewiesen habe[1]).

Die Entwickelung der uniloculären Zoosporangien verläuft in folgender Weise. Meist in der Mitte zwischen ihrer oberen und unteren Querwand treibt eine vegetative Zelle eine Vorwölbung, welche nach Theilung des Kernes einen Tochterkern und einige Chromatophoren aufnimmt, um sich dann durch eine uhrglasförmige Wand abzugliedern. Die junge Anlage des Sporangiums nimmt früh kugelförmige Gestalt an, welche durch allseitiges Wachsthum sich vergrössert, bis sie bei voller Reife des Sporangiums schliesslich einen Durchmesser von 35—45 μ erreicht. Die anfangs zarten und hellgelben Chromatophoren, deren Pyrenoide allmählich rückgebildet werden, wandern schon frühzeitig zum Theil nach dem Innern des Sporangiums. Gleichzeitig und unter lebhafter Vermehrung der Chromatophoren theilen sich auch die Kerne wiederholt und die Physoden werden zahlreicher, so dass die Anordnung des Plasmas nicht wahr-

1) Kuckuck, Beiträge etc., p. 32.

genommen werden konnte. Schliesslich und zwar verhältnissmässig spät, wenn das Sporangium bereits lange seine endgültige Grösse erreicht hat, tritt die Zerklüftung in Zoosporen ein; nach einer Schätzung sind um diese Zeit ca. 24—36 Zellkerne vorhanden und um jeden derselben gruppirt sich eine ganze Schaar von Chromatophoren in einer peripherischen Zone. Jeder solcher Complex von Zellkern und Chromatophoren nebst einer Anzahl Physoden stellt eine Zoospore dar, deren Individualisirung noch dadurch gesteigert wird, dass zwischen den einzelnen Sporenpartien ein deutliches Wabenwerk von Plasmasepten auftritt (Fig. 8). Kurz vor dem Austritt derselben kann man schon im Sporangium eine hellere, von Chromatophoren freie Region unterscheiden, den farblosen Pol des Schwärmers, welcher meist der Aussenseite des Sporangiums zugewendet ist. Dagegen bemühte ich mich vergeblich, einen Augenpunkt zu erkennen. — Jetzt beginnt sich die Sporangienmembran am Scheitel zu verflüssigen und giebt endlich den wahrscheinlich durch Wasserimbibition noch etwas anschwellenden Zoosporen nach. Diese verlassen unter Verquellung der Schleimsepten, von denen keine Spur zurückbleibt, das Sporangium durch eine apicale, an den Rändern etwas ausgefetzte Oeffnung und schwärmen umher[1]). Ich beobachtete meine Zoosporenpflänzchen im hängenden Tropfen, und hier fiel mir sofort das Verhalten der Schwärmer gegenüber den physikalischen Verhältnissen auf. Während nämlich die Schwärmer der Phaeosporeen, sowohl die aus unilocularen wie die aus pluriloculären Sporangien stammenden, in der Regel derjenigen Seite des hängenden Tropfens zueilen, welche dem Fenster zugewandt

---

1) Den Austritt selbst habe ich nicht beobachtet. Nur einmal sah ich bei einem entleerten Sporangium einen Haufen von Zoosporen liegen, welche mit ihren gefärbten Körperenden aneinander hingen, und in nächster Nachbarschaft eine einzelne Zoospore, welche erst langsame und ruckweise Bewegungen machte, dann mobil wurde und davon eilte. Ich möchte vermuthen, dass die Schwärmer ähnlich wie bei *Ectocarpus litoralis* zu gleicher Zeit aus dem Sporangium herausgepresst werden und solange vor der Oeffnung desselben vereinigt bleiben, bis sich der letzte Schwärmer zu ihnen gesellt hat. Im vorliegenden Falle dürfte das Material in Folge des äusseren Eingriffes etwas gelitten haben; dass es dann nicht mehr zur Ausbildung der Cilien bei den ausgestossenen Schwärmern kommt, konnte ich auch sonst beobachten.

ist[1]) und hier dunkelbraune Ränder bilden, verhalten sich die Schwärmer von *H. Vidovichii* indifferent und bewegen sich nach allen Richtungen im hängenden Tropfen umher. Auch unterscheiden sie sich, wie schon oben angedeutet, noch in anderer Hinsicht von den Schwärmern der Phaeosporeen. Sie sind beträchtlich grösser als jene und enthalten nicht einen einzigen kahnförmigen Chromatophor, sondern eine ganze Anzahl derselben, nach einigen Zählungen 15—20. Nach gewisser Zeit sah ich die Schwärmer ihre Bewegung ändern, die Locomotion hörte auf und an einer beliebigen Stelle des hängenden Tropfens begann eine rapide rotirende Bewegung des einzelnen Schwärmers um ein ausserhalb desselben liegendes Centrum, so dass er dem Auge als dunkler Ring erschien. Ich habe diese Erscheinung wiederholt sehr schön beobachtet und sie rührt daher, dass die Zoospore sich mit der langen Geissel am Deckgläschen festgesetzt hat und nun um dieselbe zu schwingen beginnt (*D* der Textfigur). Da weder hierbei noch vorher die Geisseln zu erkennen sind, so tödtete ich vorsichtig mit Jod oder Osmiumdämpfen ab und konnte nun die lange Geissel, welche bei den mit dem Prisma aufgenommenen Zeichnungen schief erschien, also in Wirklichkeit noch länger war, wahrnehmen. Eine zweite kürzere Geissel bemerkte ich nur einmal, und nie konnte ich einen Augenpunkt constatiren (Fig. 9). Auch über die äusseren Umrisse der Schwärmer kann ich nur aussagen, dass dieselben birnförmig sein dürften.

Ich habe die Deckgläschen, an denen sich die hängenden Tropfen mit den ausgeschlüpften Schwärmern befanden, eine Zeit lang in der Kultur gehabt und zweifle nicht, dass die jungen Keimpflänzchen, die ich auf denselben gezogen habe, von jenen Sporen herrührten. Fig. 10 giebt einige sehr junge, 2—3 Tage alte Stadien wieder; die Sporen haben sich mit einer deutlich sichtbaren Membran umgeben, die Chromatophoren Pyrenoide gebildet, und das eine Ende der Spore hat sich bei *c* zu einem noch einzelligen gewundenen Wurzelschlauch verlängert. Aeltere Stadien gelang es mir nicht zu erzielen, weil Bakterien und

1) Ich will von der Frage, ob hier Temperatur- oder Beleuchtungsdifferenzen eine Rolle spielen, absehen.

Diatomeen die Keimpflänzchen erstickten. — Ebenso wie bei den Monosporen wurde auch bei den Zoosporen eine Keimung in den Sporangien beobachtet.

Da bekannter Weise auch unbefruchtete Eier kleine Keimlinge zu produciren vermögen, so taucht die Frage auf, ob wir in den hier beschriebenen Zoosporen indifferente Fortpflanzungskörper oder vielleicht Eier vor uns haben. Nach der unvermutheten Entdeckung der Zoosporengeneration bei einer so lange bekannten Pflanze wie *H. Vidovicchii* und in Anbetracht dessen, dass mir nur das, freilich reichliche, in meinen Kulturen gewachsene Material zu Gebote stand, ist das Vorhandensein von Antheridien nicht unmöglich. Dennoch halte ich es für wenig wahrscheinlich. Wissen wir doch mit einiger Sicherheit, dass die Antheridien der Tilopterideen, welche bei *Scaphospora* und *Tilopteris* bekannt sind, zu den Monosporangien gehören und müssen wir doch in den Monosporangien von *Haplospora globosa* und *H. Vidovicchii* nach meiner Auffassung jenen weiblichen Organen der anderen beiden Gattungen ursprünglich entsprechende Organe sehen, deren Inhalt die Fähigkeit erworben hat, sich ohne Einwirkung männlicher Organe zu entwickeln. Machen wir diese Verhältnisse, deren vorläufig noch hypothetischen Charakter wir freilich nicht ausser Acht lassen dürfen, zur Voraussetzung, so würde es ohne Analogie sein, wenn *H. Vidovicchii* ausser ursprünglich weiblichen, jetzt sich parthenogenetisch resp. ungeschlechtlich entwickelnden Fortpflanzungskörpern noch eine zweite Art der geschlechtlichen Fortpflanzung besitzen sollte. — Abgesehen von diesen theoretischen Gesichtspunkten spricht auch das Keimen der Sporen, besonders in den Sporangien selbst, für ihre ungeschlechtliche Natur.

Halten wir dagegen unter den Braunalgen Umschau, wo ausserdem noch in unilocularen Sporangien erzeugte, nicht mit den übrigen Phaeosporeen-Schwärmern übereinstimmende Zoosporen vorkommen, über deren ungeschlechtliche Natur ein Zweifel nicht wohl herrschen kann, so finden wir mehr als ein Beispiel dafür.

Sphacelaria cirrhosa (Roth.) Ag. besitzt mit meist vier, seltener drei oder fünf Chromatophoren ausgestattete Schwärmer, welche

den uniloculären Sporangien entstammen[1]), doch verhalten sich diese gewiss ungeschlechtlichen Schwärmer im Uebrigen in der für Phaeosporeen bekannten Weise, zeichnen sich also weder durch ihre Grösse, noch durch die Art ihres Festsetzens aus.

In der Revue générale de Botanique hat Bornet im Jahre 1889 einen kleinen wichtigen Aufsatz über den *Ectocarpus fulvescens* Thuret veröffentlicht, welchen er wegen seiner Zoosporen zum Typus eines neuen Subgenus *Bachelotia* erhebt. Ich will, was er über die Fortpflanzungskörper sagt, hier citiren: „Les zoospores sont très grosses, plus grosses même que celles du *Cutleria multifida* les plus grosses que je connaisse parmi les Phéosporées. Leur épaisseur est de 13 à 17 μ et leur longeur de 30 à 35 μ. Elles sont ovoides-allongées ou presque cylindriques et se terminent en avant par un rostre inéquilatéral brièvement conique. Le corps est coloré en jaune brun à l'exception du rostre qui est incolore. Sur le long côté de celui-ci, tout près de l'extrémité, se trouve un point rougeâtre très petit sur lequel les cils sont insérés. Ils sont encore plus rapprochés de la pointe que chez le *Cutleria multifida* et semblent presque terminaux. Ces cils sont inégaux; le plus long, dirigé en avant, ne dépasse pas la longueur de la zoospore.“ — Ueber die Anzahl der Chromatophoren wird nichts gesagt und auch die Figur giebt darüber keine Auskunft, aber es kann kein Zweifel herrschen, dass dieselben in grösserer Menge vorhanden sind. Jedenfalls besitzen die weiblichen Schwärmer der oben herangezogenen *Cutleria multifida*, obgleich sich auch darüber bei den Autoren keine Angaben finden, eine grössere Anzahl (bis 25 und mehr) Farbstoffplatten, wie ich bei Helgoländer Pflanzen feststellen konnte. Bornet suchte 18 Jahre lang vergeblich nach Antheridien bei *Bachelotia fulvescens*, und der Umstand, dass die Schwärmer schon in den uniloculären Sporangien keimen können, dürfte über ihre ungeschlechtliche Natur kaum einen Zweifel bestehen lassen. Bemerkenswerth ist, dass Bornet die Kleinheit des Augenpunktes betonte. Ich vermuthe, dass er auch bei *H. Vidovicchii* sehr unscheinbar ist und um so schwerer zu beobachten

1) Vergl. Reinke, Schütt und Kuckuck, Atlas deutscher Meeresalgen, p. 66, Taf. 43, Fig. 5.

sein wird, als er jedenfalls (wie dies auch bei den Schwärmern von *Sph. cirrhosa* der Fall ist) nicht isolirt, sondern an einem der plattenförmigen Chromatophoren angelagert ist.

Uniloculäre Sporangien mit anders gearteten ungeschlechtlichen Schwärmern sind auch bei *Zanardinia collaris* Crouan bekannt und bei *Aglaozonia reptans* Cr. die einzige Form der Fortpflanzungsorgane. Reinke[1]) hat die in diesen Sporangien gebildeten Schwärmer beschrieben und abgebildet. Sie sind bedeutend grösser wie die Schwärmer der Phaeosporeen und dürften sich im Uebrigen ähnlich wie bei *Bachelotia* und *H. Vidovicchii* verhalten.

Choristocarpus tenellus (Kütz.) Zanard. ist eine seit Langem bekannte und von verschiedenen Autoren beschriebene Pflanze, von welcher man bisher ausser brutknospenartigen Fortpflanzungsorganen nur die pluriloculären Sporangien kannte. Ich fand bei Rovigno im Frühjahr 1894 nun auch die bisher vermissten uniloculären Sporangien, welche ebenso wie die entsprechenden Organe von *H. Vidovicchii* eine beschränkte Anzahl durch ihre Grösse und ihren Chromatophorenreichthum ausgezeichneter Schwärmer besitzen. Ich will diese Pflanze, da sie mir in mehrfachen Beziehungen zu den Tilopterideen zu stehen scheint, hier einer ausführlicheren Behandlung würdigen.

Die erste Nachricht über sie verdanken wir Kützing, welcher 1849 in seinem „Species algarum“ (p. 457) eine kurze lateinische Diagnose gab, die er nach sterilem, von Lessina stammendem Material anfertigte. Die wenigen Merkmale, welche er von dem als *Ectocarpus tenellus* bezeichneten Pflänzchen anführte, nämlich vor Allem die „dichotome Verzweigung“, die Länge der Zellen und ihre grosse Durchsichtigkeit würden kaum gestattet haben, es wieder zu erkennen, wenn er nicht 1855 in der Tabulae phycologicae (Bd. V, Tab. 73 I) einige Figuren hinzugefügt hätte, die ebenfalls nach Material aus dem adriatischen Meere angefertigt wurden. In der Tafelerklärung nennt er zwar alle in den drei Figuren *b, c, d* abgebildeten Fortpflanzungsorgane „Spermatoidien“, aber es handelt sich ohne Zweifel in *b* und *c*

1) Reinke, Entwickelungsgesch. Unters. über die Cutleriaceen des Golfes von Neapel, 1878 (Nov. Act. Leop.-Carol, Bd. XL).

um die eine, in *d* um die andere der für die Pflanze charakteristischen Fruchtarten.

Das Verdienst, die Kenntniss unserer Meeresalge ganz wesentlich gefördert zu haben, gebührt dem italienischen Phycologen Zanardini, welcher sie 1860 in seiner Iconographia Phycologica adriatica abbildete und ausführlich beschrieb (p. 1—4, Tav. 1). Mit Recht schienen ihm die Verhältnisse, welche ihm das an der dalmatinischen Küste von Vidovich und Botteri gesammelte Material darbot, von denjenigen der Ectocarpus-Arten so abweichend, dass er sie zur Grundlage einer neuen Gattung mit dem Namen *Choristocarpus* machte, die er freilich noch zu den Ectocarpeen rechnet. Unter Hinweis auf das Original will ich hier nur die wichtigsten Punkte der Zanardini'schen Auslassungen herausgreifen. Nach Beschreibung der „fibre radicali", vermittelst deren sich *Choristocarpus tenellus* (Kütz.) Zanard. an *Dasya elegans* (Mart.) Ag.[1]) anheftet und die weit hinaufgehend den unteren Theil des Stämmchens einhüllen, sagt er über das Wachsthum: „Le divisioni della fronda succedono esattamente per dicotomia, che si ripete più volte con ascelle acute . ." etc. und betont die grosse Länge der Zellen. Ihre Durchsichtigkeit schreibt er dem spärlichen „Endochrom" zu, das hier und da in sehr kleinen Körnchen in den Zellen zerstreut sei. Die „Kapseln" (le capsule) stehen an Stelle eines Zweiges seitlich an einem einzelligen Stiel, sind sehr gross und theilen sich quer in ein oberes grösseres und ein unteres kleineres Segment, weshalb sie der Autor sehr passend „ghiandiforme" nennt. Die „Schotenfrüchte" (le silique) sitzen an analoger Stelle, sind aber kleiner wie jene, von elliptischer Gestalt und entbehren des Stieles. Dann heisst es über sie: „Internamente risulta longitudinalmente e trasversalmente divisa, e racchiude più serie di globuli del tutto analoghi a quelli che si riscontrano negli organi consimili delle Ettocarpee." — An diese Beschreibung knüpft Zanardini dann einige Bemerkungen über Kützing, hebt hervor, wie die Verzweigung, die Länge der Zellen und die Spärlichkeit des Endochroms schon die sterile Pflanze von allen

1) Zanardini sagt *D. Kützingiana*, welche aber mit *D. elegans* synonym ist.

anderen Ectocarpeen unterscheide und reclamirt, wie ich es oben schon angedeutet, die Fig. *b* und *c* in Kützing's Tabulae als Zweige mit Kapsel-, die Fig. *d* als einen Zweig mit Schotenfrüchten. Er scheut sich, die von Thuret (1850) vorgeschlagenen Bezeichnungen „uniloculäre und pluriloculäre Sporangien" in Anwendung zu bringen, da man alsdann zweigetheilte Früchte als einfächerig bezeichnen müsste und lässt die Möglichkeit offen, dass die Kapsel von *Choristocarpus tenellus* der „spora geminata del genere Tilopteris" analog sei, die beiden Genera im System also einen benachbarten Platz einnehmen müssten.

Lange Zeit verlautet nun in der Literatur nichts über die so interessante Phaeosporee. Erst 1879 kommt Falkenberg in seinem Aufsatz über *Discosporangium*[1]) wieder auf sie zu sprechen, nachdem er sie im Golfe von Neapel entdeckt hatte[2]). Obgleich er also Gelegenheit hatte, sie lebend zu studiren, beschränkt er sich doch auf Hervorhebung ihrer mit *Discosporangium* übereinstimmenden Eigenschaften, welche „im Habitus und in der auffallend hellen Färbung, im Bau und in dem Scheitelwachsthum" bestehen. Hier wird mithin die von Kützing und Zanardini angegebene rein dichotome Verzweigung dahin rectificirt, dass die Aeste vielmehr deutlich als seitliche Bildungen entstehen und zugleich klar ausgesprochen, dass der Thallus vermittelst einer Scheitelzelle wächst. Am Schlusse seiner Abhandlung tritt Falkenberg ebenfalls für eine Entfernung von *Choristocarpus* aus der Nähe der Gattung *Ectocarpus* ein, da die Unterschiede im Bau der Früchte ebenso wie bei seinem *Discosporangium* zu erhebliche seien.

Abgesehen von einer kurzen Notiz über das Vorkommen von *Choristocarpus*, welche Berthold 1882 in seiner Abhandlung „Ueber die Vertheilung der Algen im Golf von Neapel etc." giebt[3]), finden wir die nächsten Angaben und einige, wie es scheint, mit Anlehnung an Zanardini gegebene Figuren 1885 bei Hauck in seinen „Meeresalgen u. s. w." (p. 333 f., Fig. 138). Ausser

1) P. Falkenberg, Ueber *Discosporangium*, ein neues Phaeosporeen-Genus, 1879, p. 65 (Mittheil. d. Zool. Stat. in Neapel, Bd. 1, p. 54).

2) Id. Die Meeresalgen des Golfes von Neapel, 1879, p. 234 (l. c.).

3) Berthold, Ueber die Vertheilung der Algen im Golf von Neapel etc., 1882, p. 506 (l. c., Bd. 3).

dem neuen Standorte an der istrischen Küste (Rovigno) giebt die kurze Beschreibung kaum etwas neues; für die Kapseln wird der Ausdruck „quergetheilte Sporangien“ mit der Bemerkung, dass zuweilen zwei Querwände vorkommen[1]), für die Schotenfrüchte die Bezeichnung vielfächerige Sporangien gemäss der im Buche gebrauchten Nomenclatur acceptirt. Hauck führt *Choristocarpus* unter den Ectocarpaceae hinter *Ectocarpus* und *Sorocarpus* auf.

Im folgenden Jahre 1886 finden wir sie an derselben Stelle in Ardissone's Phycologia mediterranea[2]). Ein Fortschritt in unserer Kenntniss über sie wird nicht gemacht und sogar der von Zanardini, Falkenberg und Hauck vermiedene Ausdruck „uniloculäre Sporangien“ gebraucht. Doch findet sich hier als neuer Fundort der Golf von Genua verzeichnet.

Viel wichtiger ist eine zweite 1887 in der Hedwigia abgedruckte Publication von Hauck, über welche ich hier zu berichten habe[3]). Eine Revision des conservirten Materials, welches Hauck bei Rovigno in ca. 10—15 m Tiefe (Insel St. Catarina) im August 1883 gesammelt hatte, führten den Autor zu der Ueberzeugung, dass die sogenannten quergetheilten Sporangien „nichts mit eigentlichen Sporangien gemein haben, sondern Brutknospen sind und den gleichnamigen Organen bei *Sphacelaria* entsprechen“. Es wird dann unter einigen Angaben über ihre Zellstructur ihre Entwickelung beschrieben und ihr Abfallen von der Stielzelle erwähnt. Die Bemerkungen über das Wachsthum werden corrigirt und endlich einige Grössenangaben gemacht, bei welcher Gelegenheit der Verfasser ausdrücklich sagt: „Die einfächerigen Zoosporangien sind mir unbekannt.“ Der Abhandlung ist eine hauptsächlich die Entwickelung der Brutknospen darstellende Tafel beigegeben, in der auch die Gestalt der Chromatophoren in den vegetativen Zellen genügend zum Ausdruck kommt. Endlich mag erwähnt sein, dass die Pflanze in Uebereinstimmung mit Zanardini als diöcisch[4]) bezeichnet wird.

---

1) Auch von Falkenberg schon beobachtet.

2) Ardissone, Phycologia mediterranea, 1886, Part. II, p. 80.

3) Hauck, *Choristocarpus tenellus* (Kütz.) Zanard., 1887 (Hedwigia, Bd. XXVI, Heft IV, V, p. 122—24).

4) Sit venia verbo. Es erscheint mir nicht erforderlich, ein neues Wort zu bilden, obgleich sich der Ausdruck ursprünglich auf die getrennte Vertheilung der verschiedenen Geschlechter bezieht.

Schliesslich habe ich hier der Kjellman'schen Bearbeitung der Phaeophyceen zu gedenken, welche in den „Natürlichen Pflanzenfamilien" von Engler und Prantl im Jahre 1891 erschien. Als besondere Familie treten hier hinter den Ectocarpaceae die Choristocarpaceae auf, welche von den drei Genera *Pleurocladia*, *Choristocarpus* und *Discosporangium* gebildet werden. Für Kjellman dürfte das Wachsthum bei einer solchen Vereinigung ausschlaggebend gewesen sein und allerdings scheint auch die Kützing'sche Figur von *Pleurocladia* (Tab. phyc. VII, Taf. 92, Fig. I) dieser noch ganz ungenügend gekannten Gattung ein Wachsthum durch Scheitelzelle zuzusprechen. In der directen Nebeneinanderstellung von *Choristocarpus* und *Discosporangium* geht Kjellman noch über Falkenberg hinaus, und ich fürchte, der schwedische Gelehrte wird mit der von ihm vorgenommenen Gruppirung wenig Anklang finden. Die Sporangien von *Choristocarpus*, für welche Hauck die Bezeichnung „vielfächerig" angenommen hatte, bezeichnet Kjellman als Gametangien, ein Ausdruck, gegen welchen ausser von mir auch von anderen Algologen[1]) Bedenken erhoben worden sind.

Bei meinem Aufenthalte in Rovigno hatte ich nun Gelegenheit, *Ch. tenellus* zweimal zu sammeln; das erste Mal fand ich sie Anfang April in grösserer Tiefe (ca. 20—30 m) bei den Brionischen Inseln (nördlich Pola), irre ich nicht, an einer Muschel angeheftet (in meinem Journal fehlt eine Notiz darüber), das zweite Mal, nachdem mir durch Herrn Valle, Adjuncten am Museo civico in Triest, die Hauck'sche Arbeit bekannt geworden, dredschte ich auf sie Ende April bei St. Catarina, Rovigno gegenüber, wo ich sie auch aus ca. 20 m Tiefe, auf *Arca Noae* sitzend, heraufholte, leider nur in spärlichen Brutknospengenerationen. Dagegen waren die Exemplare von den Brionischen Inseln, welche ca. 1,5 cm maassen, reichlich mit Brutknospen und uniloculären Sporangien besetzt, während ich Exemplare mit pluriloculären Sporangien nicht antraf. Auf diesem Material, sowie auf schön conservirten Proben in Spiritus, die Herr Valle in Triest gemeinschaftlich mit Hauck im August 1883 erbeutet

1) So z. B. von Flahault in seiner Revue des Travaux sur les Algues, 1893 (Revue genérale de Botanique, p. 70 f.).

hatte (mithin auf demselben Material, welches dem Hauck'schen Aufsatze zu Grunde gelegen hat) und die er mir in liebenswürdigster Weise zur Verfügung gestellt hat, fussen die nachstehenden Beobachtungen sowie die beigegebenen Abbildungen. Ueber den vegetativen Bau darf ich mich nach dem Vorhergesagten kurz fassen. Der durchweg monosiphone langzellige Thallus ist unten von Rhizinen bekleidet, nach oben wenig verdünnt und zerstreut, niemals opponirt verzweigt. Das Wachsthum erfolgt durch Thätigkeit einer Scheitelzelle (Fig. 24) und Anlage seitlicher, oft zur Länge der Mutterachse heranwachsender, meist acropetal entstehender Aeste (Fig. 23) und Adventiväste. Diese zweigen nicht unmittelbar unter der oberen Querwand, sondern etwas unterhalb derselben ab, ein Verhältniss, welches ein wenig an die Verzweigung von *Discosporangium* anklingt, wo sie aus der Mitte der Zelle entspringen. Die Zellen sind im ganzen Verlauf des Thallus ungefähr gleich lang, ca. 5—10 mal so lang als der Durchmesser und von rein cylindrischer, an den Querwänden kaum eingeschnürter Gestalt. Die Zellwand ist zart und die Büschel deshalb sehr schlaff. Unten ist der Thallus bis gegen 25 μ dick, oben bis gegen 10 μ und ganz allmählich verdünnt.

Die Chromatophoren sind zwar sehr zahlreich in jeder Zelle vorhanden, aber klein und zart, von rundlicher oder etwas gestreckter Gestalt und hellgelber Färbung. Da sie nur in der Scheitelzelle etwas dichter liegen, so resultirt der von den Autoren bemerkte bleichgelbe Farbenton der Büschel. Sie besitzen keine Pyrenoide. Im Centrum der Zelle befindet sich, aufgehängt in einigen, wenige grosse Vacuolen umschliessenden Plasmasepten oder auch wandständig der Zellkern, welcher besonders in conservirtem Material nebst dem grossen Kernkörperchen deutlich hervortritt. Physoden beobachtet man nur ganz vereinzelt.

Da die Entwickelung der Brutknospen — denn in der That haben wir es mit solchen zu thun — von Hauck zutreffend beschrieben wurde, so mögen die Abbildungen meist reifer Brutknospen, welche ich hier der Vollständigkeit halber gebe, nebst Figurenerklärung genügen (Fig. 22, 26—29) und nur hinzugefügt werden, dass ausser den die Regel ausmachenden einmal durch-

getheilten und den seltener vorkommenden zweimal durchgetheilten Brutknospen sich auch ungetheilte finden und dass oft an dem einzelligen Stiel, noch ehe die erste Brutknospe zur Reife gekommen ist, sich eine zweite bildet.

In Fig. 26 wurde nun bei stärkerer Vergrösserung die Oberfläche einer möglichst normalen Brutknospe nach lebendem Material dargestellt. Das Plasma bildet ein ziemlich engmaschiges Wabenwerk und in den Kanten und Ecken desselben, oft aber auch von denselben wegrückend (doch natürlich immer im Plasma bleibend) befinden sich die rundlichen Chromatophoren. Ausser diesen in der Fläche sich präsentirenden Chromatophoren stossen einige aber auch mit ihren Kanten an die Innenwand der Brutknospe, indem sie Profilstellung einnehmend nach dem Centrum des Faches rücken. Leider wurde an dem lebenden Material bei tieferer Einstellung das Bild undeutlich, und es liess sich nur in jedem Fache das Vorhandensein eines ansehnlichen, in einer kräftigen Plasmahülle eingebetteten Kernes vermuthen. Der in Fig. 27 gegebene optische Längsschnitt wurde deshalb nach Material gezeichnet, welches vorsichtig mit Pikrinschwefelsäure conservirt war. Wenn wir in Betracht ziehen, dass dabei erfahrungsgemäss stets einige Vacuolen zusammenplatzen, ganz wie in einem Seifenblasenschaum, den man erschüttert — mechanische Erschütterung oder Druck bewirkt auch bei dem pflanzlichen Protoplasmaschaum dasselbe wie die Säure —, so werden wir uns das Bild leicht reconstruiren können. Zwischen dem Kern, der ein sehr grosses, meist etwas excentrisch gelegenes Kernkörperchen zeigt, und der Brutknospenwand befindet sich ein in der Regel zwei Wabenschichten dickes Netzwerk von Plasmasepten und in den letzteren eine grössere Anzahl lumenständiger Chromatophoren und einige spärliche Physoden. Unwillkürlich erinnert uns dieser Bau an die Verhältnisse, welche wir bei den Tilopterideen kennen lernten. Speciell für *Haplospora Vidovicchii* habe ich oben erwähnt, dass nicht selten die Spore sich durch eine Querwand (nicht ein Schleimseptum) durchtheilt, und wenn wir die dort in Fig. 15, 16 abgebildeten Fälle jetzt z. B. mit Fig. 26 vergleichen, so ist in den Stellungsverhältnissen und in der Zellstructur ein Unterschied kaum mehr vorhanden. Seinerseits nähert sich *Choristocarpus* durch das Vorkommen ungetheilter Sporangien wieder *Haplospora Vidovicchii.*

Aber um vorläufig bei den Uebereinstimmungen zu bleiben und damit zugleich zu einem Punkt zurückzukehren, welcher uns zuerst auf *Choristocarpus* führte, so zeigen auch die von mir aufgefundenen uniloculären Sporangien eine nicht wegzuleugnende Aehnlichkeit mit den Zoosporangien bei *Haplospora Vidovicchii.* Die Entwickelung dieser an denselben Pflanzen, welche die Brutknospen produciren, nicht selten in nächster Nähe derselben sich findenden Fortpflanzungsorgane (Fig. 22) verläuft folgendermassen.

Ein Stück unterhalb der oberen Querwand treibt eine vegetative Zelle eine Ausstülpung, der Kern rückt zu derselben hinauf und theilt sich dort, wo das Zelllumen in das Lumen der Ausstülpung übergeht; der eine Tochterkern wandert nach der Zellmitte zurück, der andere rückt nebst einigen Chromatophoren in die Ausstülpung hinein, welche sackförmig im Winkel von 45° emporwächst und sich durch eine aus der Ebene der Mutterzellenwand herausfallende Wand abgliedert. Nunmehr theilt sich unter beständigem Wachsthum der jungen Sporangienanlage der Kern zu wiederholten Malen, bis schliesslich in dem cylindrisch-keulenförmigen, mit breiter Basis aufsitzenden, 45—55 μ langen und 15—25 μ breiten Sporangium ca. 16 Zellkerne vorhanden sind, um die sich die ebenfalls durch lebhafte Theilung rasch vermehrten Chromatophoren in einer peripherischen Zone schaarenweise gruppiren. Die so zu Stande kommenden Portionen, welche die Schwärmsporen darstellen, grenzen sich endlich durch deutlich erkennbare kräftige Schleimsepten von einander ab (Fig. 25); bei einigen derselben erkennt man deutlich den einem der zahlreichen Chromatophoren aufsitzenden rothen Augenfleck. Während sich so das Sporangium seiner Reife nähert, wird am Scheitel der Sporangiummembran die Austrittsöffnung für die Sporen in einer Weise angelegt, welche lebhaft an den gleichen Vorgang bei manchen *Cladophora*-Arten erinnerte. Die Exine wird resorbirt und die Intine quillt in einer sehr flach gewölbten Kuppe hervor, welche von den zarten, etwas eingekerbten Rändern der Exine begrenzt wird.

Den Vorgang der Entleerung habe ich leider nicht mehr beobachtet, da die angestellten Versuche vergeblich waren und ich die Arbeiten in Rovigno schliesslich abbrechen musste.

Soviel lässt sich aber mit Bestimmtheit sagen: In den sitzenden, mit den Brutknospen an denselben Individuen gemeinschaftlich vorkommenden uniloculären Sporangien entstehen eine beschränkte Anzahl von Schwärmern, welche durch ihren Chromatophorenreichthum und ihre Grösse von den gewöhnlichen Phaeosporeen abweichen und sich von den Schwärmern, die *Haplospora Vidovicchii* producirt, durch kein wesentliches Merkmal unterscheiden dürften.

Möchte man nun nach diesen Uebereinstimmungen geneigt sein, den Vorschlag Zanardini's, *Choristocarpus* zu den Tilopterideen zu stellen, Folge zu leisten, so lassen doch einige Verschiedenheiten einen solchen Schritt bedenklich erscheinen.

Choristocarpus tenellus besitzt ausser den uniloculären die schon von Kützing abgebildeten pluriloculären Sporangien, welche bei *Haplospora Vidovicchii* wenigstens bisher nicht bekannt geworden sind. Es verlohnt sich auf diese in der Literatur noch nicht genug berücksichtigten Organe etwas einzugehen, obgleich auch diese Mittheilungen keineswegs erschöpfend sein wollen, da sie nur auf conservirtem Material beruhen.

Ich hatte anfangs vermuthet, dass vielleicht die scharfe Abgrenzung der Sporen in den einfächerigen Sporangien die Autoren verleitet haben möchte, sie als pluriloculär aufzufassen. Aber gegenüber den klaren und bestimmt gegebenen Fassungen, welche besonders Zanardini und Hauck ihren Angaben verliehen, musste diese Vermuthung eine vage bleiben, und an dem mir von Herrn Valle überlassenen werthvollen Material fand ich jene Angaben durchaus bestätigt. Die reichlich an *Dasya elegans* wachsenden, im August gesammelten und etwa 1—1,5 cm langen Büschel trugen theils Brutknospen, theils vielfächerige Sporangien und zwar immer auf getrennten Individuen. Besonders die letzteren bedeckten den Thallus in grosser Menge und unsere Abbildung (Fig. 21) mag eine Vorstellung davon geben. Die Entwickelung der pluriloculären Sporangien verläuft nun in folgender Weise.

Etwas unter ihrer oberen Querwand treibt eine vegetative Zelle eine nach oben gerichtete Ausstülpung, welche einen der beiden kurz vorher aus dem ursprünglichen Zellkern gebildeten

Tochterkern in sich aufnimmt und sich alsbald durch eine aus der Ebene der Längswand herausfallende Wand abgliedert. Bis hierher verläuft die Entwickelung also wie bei den uniloculären Sporangien, wobei ergänzend hinzugefügt werden mag, dass schon ganz junge, noch nicht abgegliederte Sporangien denselben Ort einnehmen wie die reifen. Ihre Anheftung etwas unter der oberen Querwand kommt also nicht durch nachträgliches Wachsthum eines äusserst schmalen, zwischen Ausstülpung und Querwand befindlichen Membranringes zu Stande, wie dies z. B. für die Zweige bei *Antithamnion* gilt. Die Anlage des Sporangiums (oder des Astes) geschieht vielmehr erst, nachdem die Zelle ihre definitive Länge erreicht hat, ebenso wie z. B. bei *Ectocarpus*, wo jedoch das Sporangium oder der Ast hart unter der oberen Querwand sich abzweigt[1]).

In dem einzellig abgegliederten Sporangium theilt sich nun der central liegende Zellkern; die beiden Tochterkerne berühren sich anfangs, rücken dann auseinander und nun erscheint zwischen ihnen eine sehr zarte Querwand, welche besonders dort, wo sie an die Aussenwand ansetzt, deutlich und zuerst zu erkennen ist. Ein solches Stadium giebt Fig. 30 wieder, wo wir im optischen Längsschnitt des Sporangiums deutlich die beiden bereits durch eine Querwand getrennten rundlichen, von einem deutlich abgesetzten Contur begrenzten Kerne erkennen, welche je ein dunkleres, scharf conturirtes, excentrisches Kernkörperchen enthalten und von einer stark entwickelten, zum Wandplasma ausstrahlenden, (in dem fixirten Präparat!) granulirt erscheinenden Kernhülle umgeben sind; im Wandplasma selbst bemerken wir eine Anzahl körniger Chromatophoren. Nunmehr theilt sich jeder Tochterkern noch einmal, und es tritt in jeder Zelle je eine zu der anderen mehr minder gedrehte verticale Wand auf. Dieses vierzellige, an Tetrasporangien mit kreuzförmig getheilten Sporen erinnernde Stadium giebt Fig. 31 nach einem mit Eau de Javelle behandelten Präparat wieder. Jetzt treten in den vier Quadranten bald zuerst Wände, welche in die Ebene der Zeichnung fallen, auf, bald auch zuerst solche, die zur ersten Querwand parallel

1) Vergl. z. B. die Figuren in meinen „Beiträgen u. s. w.", ferner die Bemerkungen über Discosporangium bei Falkenberg, l. c., p. 58.

sind (Fig. 32), und die Fächerung schreitet unter gleichzeitiger Theilung der Kerne und Vermehrung der Chromatophoren weiter. So zeigt Fig. 33 ein besonders häufiges Stadium, bei welchem die Fächer eine grössere Anzahl deutlich abgesetzter, kräftig entwickelter Chromatophoren enthalten. Nachdem sich im Allgemeinen jedes Fach noch einmal durch kreuzweise gestellte Wände gefächert hat, ist die definitive Grösse der Loculi erreicht, so dass man vom Fusspunkt bis zum Scheitel des Sporangiums etwa 10—12 derselben zählt. Der Inhalt der einzelnen Fächer liess sich bei dem conservirten Material nicht mehr deutlich erkennen, die Grösse der Portionen würde aber der durchschnittlichen Grösse der Phaeosporeenschwärmer entsprechen. Da jedoch die Entleerung der Sporangien bisher nicht beobachtet wurde, so lässt sich nicht nur nichts über die Form der Sporen sagen, sondern nicht einmal angeben, ob dieselben auch wirklich Cilien besitzen, oder ob sie nicht vielleicht bewegungslos wie die übrigens durch ihre Grösse ausgezeichneten Sporen von *Ectocarpus pusillus* Griffiths (= *E. ostendensis* Askenasy) sind. Entleerte Sporangien sah ich in Menge; von der Fächerung war an den Membranfetzen, welche meist stark gefaltet waren, aber keine Spur mehr zu entdecken (Fig. 35).

Ein weiterer Unterschied zwischen *Ch. tenellus* und *H. Vidovicchii* liegt im Wachsthum. Bei den Tilopterideen intercalares Wachsthum mit zuweilen deutlichem trichothallischen Vegetationspunkt, bei *Choristocarpus* streng terminales Wachsthum vermittelst einer Scheitelzelle. Durch den völlig monosiphonen Thallus nähert sich jedoch *H. Vidovicchii* auch hier etwas der Gattung *Choristocarpus*.

Viel weniger fällt ein anderer Unterschied in's Gewicht. Bei *Choristocarpus* lösen sich die ein- bis dreizelligen Brutknospen von ihren Stielen ab, bei *H. Vidovicchii* tritt der Inhalt des meist einzelligen, als Sporangium bezeichneten Fortpflanzungskörpers als membranumkleidete Spore aus. Aber auch bei *Choristocarpus* scheint Aehnliches eintreten zu können. Fügen wir noch hinzu, dass bei *Choristocarpus* die uniloculären Sporangien cylindrisch-keulenförmig, bei *Haplospora* dagegen rund sind, so sind wir mit der Aufzählung der unterscheidenden Merkmale fertig. Denn dass *H. Vidovicchii* Pyrenoide besitzt, *Choristocarpus* aber nicht,

ist wieder kein durchgreifendes Merkmal, da diese Körper auch den anderen Tilopterideen fehlen.

Zeigt mithin *Choristocarpus* auf der einen Seite unverkennbare Beziehungen zu den Tilopterideen, so werden wir auf der anderen Seite durch gewisse Merkmale an eine Gruppe der Phaeosporeen erinnert, welche unter diesen durch ihr Wachsthum von jeher einen gesonderten Platz einnahm, an die Sphacelariaceen. Sehen wir von dem Scheitelkantenwachsthum der basalen Thalluspartie ab, die ja nicht überall entwickelt ist, so besitzen die Sphacelariaceen ebenso wie *Choristocarpus* ein strenges, durch grosse Scheitelzelle sich vollziehendes Spitzenwachsthum. Durch Reinke's Gattung *Sphacella*, deren Thallus nur ausnahmsweise hier und da eine Längswand zu bilden vermag, im Uebrigen aber durchaus monosiphon bleibt, werden die Beziehungen im Wachsthum noch engere. — Die Chromatophoren sind hier wie dort in Gestalt zahlreicher kleiner Platten vorhanden, welche keine Pyrenoide besitzen, sie sind bei den Sphacelariaceen in den ungetheilten Zellen der Spitze oft zu sehr regelmässigen Netzen angeordnet, welche durch die wabige Structur des Protoplasmas entstehen (vergl. besonders Fig. 7, Taf. 45 im Atlas deutscher Meeresalgen). Es kommt als weiterer in's Gewicht fallender Umstand hinzu, dass bei den Sphacelariaceen Brutknospen von oft ganz ähnlichem Bau wie bei *Choristocarpus* vorkommen und dass uns derartige Organe bei den Phaeophyceen sonst nirgends bekannt sind. Junge Brutknospen von *Sphacelaria tribuloides* Menegh. gleichen einer Brutknospe von *Choristocarpus* ausserordentlich und diese Uebereinstimmung erstreckt sich sogar auf die hier sehr schön durchgeführte Anordnung des Zellinhaltes (Fig. 36). Nur beobachten wir bei *Sph. tribuloides*-Brutknospen in den Scheitelzellen die Zusammenballung des Inhaltes zu einer dichten Masse, welche erst bei voller Reife einer mehr gleichmässigen Vertheilung mit central gelegenem Kern Platz macht; auch beschränken sich die Chromatophoren auf das wandständige Protoplasma. — Eine ähnliche Uebereinstimmung besteht mit den jungen Brutknospen von *Sphacelaria Plumula* Zan., welche sich von denjenigen der *Sph. tribuloides* wenig unterscheiden. — Erinnern wir uns schliesslich daran, dass bei *Sph. cirrhosa* (Roth.) Ag. in uniloculären Sporangien erzeugte Schwärmer mit mehreren

Chromatophoren beobachtet wurden und dass auch den Sphacelariaceen ganz allgemein pluriloculäre Sporangien zukommen, so haben wir eine Reihe von Uebereinstimmungen, welche *Choristocarpus* wiederum als einen Abkömmling der Sphacelariaceen erscheinen lassen. In der That würde ich ihn dort einreihen, wenn ein Merkmal nicht versagte, nämlich das merkwürdige, von Reinke entdeckte und sonst bisher bei keiner Phaeophycee beobachtete Verhalten der Zellwände, welches sämmtliche Sphacelariaceen Eau de Javelle gegenüber zeigen. Die Zellwände von *Choristocarpus* färben sich durch Zusatz dieser Flüssigkeit nicht schwarz, sondern bleiben vollkommen farblos.

Falkenberg stellt, wie wir sahen, *Choristocarpus* neben *Discosporangium* und Kjellman folgte ihm darin; ohne den Werth der von ihm beigebrachten Gesichtspunkte zu verkennen, vermag ich mich jedoch nicht dazu entschliessen und betrachte *Choristocarpus* vielmehr als einzigen Repräsentanten einer kleinen Familie, welche einerseits durch ihre nahen Beziehungen zu den Tilopterideen, andererseits durch ihre zahlreichen Uebereinstimmungen mit den Sphacelariaceen einen Platz an der Peripherie der Phaeosporeen einnimmt und von den das Centrum dieses Kreises bildenden Ectocarpaceen durch eine tiefe Kluft getrennt ist.

Indem ich nunmehr zu *Haplospora Vidovicchii* zurückkehre und zum Schlusse eile, ist es nöthig noch einmal die Bornet'sche Arbeit heranzuziehen. Unter dem Namen *Ectocarpus pusillus* Griffiths wird hier nämlich p. 4 ff., pl. VII, fig. 1—5 eine Phaeosporee behandelt, deren Organisation den Verdacht erweckt, dass sie mit *H. Vidovicchii* in Zusammenhang stehe. *E. pusillus* Griffiths, identisch mit *E. ostendensis* Askenasy, besitzt zweierlei Sporangien: gestielte oder sitzende eiförmig-lanzettliche, pluriloculäre mit wenigen, je eine grosse, unbewegliche, cilienlose Spore enthaltenden Fächern, und in der Regel sitzende kugelige, uniloculäre Sporangien, welche ebenfalls durch ihre Grösse ausgezeichnete Sporen einschliessen, über deren sonstiges Verhalten Bornet leider nichts zu sagen vermag. Sollten in den uniloculären Sporangien von *E. pusillus* aber bewegliche Zoosporen gebildet werden, wie es mir wahrscheinlich ist, so würde hier eine sehr auffällige Uebereinstimmung bestehen, welche durch

einige andere Umstände noch frappanter wird. *E. pusillus* und *H. Vidovicchii* scheinen nämlich auch im Wachsthum sich durchaus gleich zu verhalten, hier wie dort trichothallisches und intercalares Wachsthum, Auslaufen in ein Haar oder rhizinenartige Endigungen, Vorhandensein der kurzen rhizinenartigen Zweigchen, ja der gleichen Varietäten des geschützten und des exponirten Standortes. Auch hinsichtlich des Zellinhaltes dürften sich die beiden Pflanzen gleich verhalten. Eine Entscheidung dieser Frage muss aber weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Wir sehen, es fehlt noch viel, ehe wir Klarheit in allen Verhältnissen haben, und Organismen, die uns leidlich gut bekannt zu sein schienen, stellen uns vor neue Räthsel, zu deren Lösung nur ein Beitrag geliefert werden konnte.

Fassen wir nun die Resultate unserer Auseinandersetzungen zu kurzen Diagnosen zusammen, so ergeben sich für *H. Vidovicchii* so durchgreifende Unterschiede von *H. globosa*, dass die Aufstellung einer neuen Gattung unabweislich erscheint. Die Diagnose dieser Gattung, für welche ich den Namen *Heterospora* vorschlage, würde folgendermassen zu lauten haben:

Heterospora nov. gen.

Thallus büschelig verworren, entweder festgewachsen und dann bis 2 cm hoch oder flottirend und von unbestimmter Ausdehnung, monosiphon, zerstreut verzweigt, trichothallisch und intercalar wachsend; Chromatophoren viele meist rundliche, ein Pyrenoid besitzende Platten in jeder Zelle. Fortpflanzung auf zweierlei Art. 1. Durch bewegungslose mit Membran umgebene einkernige Monosporen, welche einzeln in gestielten, oft zu zwei oder drei vereinigten, meist eiförmigen Sporangien entstehen. 2. Durch bewegliche, mit zwei Cilien begabte, grosse, chromatophorenreiche Zoosporen, welche in verhältnissmässig geringer Anzahl in sitzenden kugeligen Sporangien gebildet werden. Beiderlei Organe meist auf verschiedenen Individuen.

Einzige Art: *Heterospora Vidovicchii* (Bornet) mihi.

Fructificirt: im Frühjahr und Frühsommer.

Geographische Verbreitung: Mittelmeer (Küste von Frankreich, Italien, Algier, Balearen, Adria).

Zum Vergleiche möge die Diagnose der Gattung *Haplospora* folgen:

Haplospora Kjellm.

Thallus büschelig, frei, bis mehrere Centimeter hoch, zerstreut verzweigt, oben monosiphon, unten polysiphon, intercalar und undeutlich trichothallisch wachsend; Chromatophoren viele, meist rundliche, des Pyrenoids entbehrende Platten. Fortpflanzung nur durch bewegungslose, mit Membran umgebene vierkernige Monosporen, welche in meist gestielten, einzeln stehenden, kugeligen oder eiförmigen Sporangien entstehen; Zoosporangien fehlen.

Endlich wird es willkommen sein, auch die Gattung *Choristocarpus* hier noch durch eine kurze Diagnose fixirt zu sehen.

Choristocarpus Zanardini.

Thallus büschelig, bis 2 cm hoch, monosiphon, zerstreut verzweigt, terminal mit Scheitelzelle wachsend. Chromatophoren zahlreiche, rundliche oder längliche, des Pyrenoids entbehrende Platten in jeder Zelle. Fortpflanzung auf dreierlei Art: 1. Durch uniloculäre Sporangien, welche eine verhältnissmässig geringe Anzahl durch ihre Grösse und ihren Chromatophorenreichthum ausgezeichneter, einen Augenpunkt besitzender, mit zwei Cilien (?) begabter Zoosporen beherbergen. 2. Durch pluriloculäre Sporangien, welche vermuthlich Zoosporen von normaler Grösse beherbergen. 3. Durch einzellig gestielte, keulenförmige, meist zweizellige, seltener ein- oder dreizellige Brutknospen. 1. und 3. auf denselben, 2. und 3. auf getrennten Individuen.

Vorstehende Untersuchungen wurden im Frühjahr 1894 an der zoologischen Station in Rovigno begonnen und im Laufe desselben Jahres an der biologischen Anstalt auf Helgoland vollendet.

Figuren-Erklärung.

Tafel IV.

Fig. 1—20. *Heterospora Vidovicchii* (Bornet) Kck.

Fig. 1. Thalluspartie mit einigen Sporangien und meist trichothallisch wachsenden Spitzen. Vergr. $\frac{60}{1}$.

Fig. 2. Thalluspartie mit zwei rhizinenartigen, durch Scheitelzelle wachsenden Zweigen (links). Vergr. $\frac{80}{1}$.[1])

Fig. 3. Zweigstück mit meist paarweise und opponirt entspringenden, uniloculären Sporangien. Vergr. $\frac{80}{1}$.

Fig. 4. Zweigstück mit einem uniloculären Sporangium bei *a*, einem reifen Monosporangium bei *b* und einem entleerten bei *c*. Vergr. $\frac{200}{1}$.

Fig. 5. Zweigstück mit zwei uniloculären, im Wirtel mit einem Zweige entspringenden Sporangien; bei *c* junges Sporangium. Vergr. $\frac{200}{1}$.

Fig. 6. Zweigstück mit drei wirtelförmig entspringenden, uniloculären Sporangien. Vergr. $\frac{200}{1}$.

Fig. 7. Zweigstück mit einem uniloculären Sporangium und einem jungen Ast, welche nebeneinander aus einer Zelle entspringen[2]). Vergr. $\frac{200}{1}$.

Fig. 8. Reifes, uniloculäres Sporangium mit scharf von einander abgegrenzten Zoosporen. Vergr. $\frac{1000}{1}$.

Fig. 9. Schwärmer, schief gesehen. Vergr. $\frac{1200}{1}$.

Fig. 10. *a b* Keimende Zoosporen; *c* zweizelliges Stadium mit Rhizine. Vergr. $\frac{500}{1}$.

Fig. 11. Rhizine, aus der Mitte einer Zelle entspringend. Vergr. $\frac{150}{1}$.

Fig. 12. *a* Monosporangium von der Oberfläche; *b* im optischen Längsschnitt. Vergr. $\frac{900}{1}$.

---

1) Beide Proben sind der exponirten Pflanze entnommen.
2) Entsprechend der Bornet'schen Fig. I auf Pl. VIII l. c.

Fig. 13. Sitzendes, kurz vor der Entleerung stehendes Monosporangium; *a* Monospore im optischen Längsschnitt; *b* von der Oberfläche. Vergr. $\frac{400}{1}$.

Fig. 14. Monospore im optischen Längsschnitt mit dem grossen Kern, den Vacuolen, den Physoden und den Chromatophoren Vergr. Zeiss' Oelimmersion $^1/_{18}$, Ocular II, bei eingeschobenem Tubus.

Fig. 15. Zwei Monosporangien, von denen das eine getheilt ist, an einem Stiel. Vergr. $\frac{400}{1}$.

Fig. 16. Ein ähnlicher Fall; das obere Fach schickt sich an, die Spore auszustossen. Vergr. $\frac{400}{1}$.

Fig. 17. In der Sporangienhülse keimende Monospore. Vergr. $\frac{200}{1}$.

Fig. 18. Keimende Monospore mit drei Rhizinen, deren eine einen aufrechten Spross getrieben hat. Vergr. $\frac{80}{1}$.

Fig. 19. Keimpflänzchen aus einer Monospore; bei *a* erste Astanlage. Vergr. $\frac{80}{1}$.

Fig. 20. Vegetative Zelle mit den bisquitförmigen, ein Pyrenoid enthaltenden Chromatophoren. Vergr. $\frac{500}{1}$.

Fig. 21—35. *Choristocarpus tenellus* (Kütz.) Zan.

Fig. 21. Thalluspartie mit plurilocularen Sporangien. Vergr. $\frac{60}{1}$.

Fig. 22. Thalluspartie mit einer Brutknospe bei *a*, einem reifen unilocularen Sporangium bei *b* und einem entleerten bei *c*. Vergr. $\frac{150}{1}$.

Fig. 23. Obere Thalluspartie mit den Scheitelzellen. Vergr. $\frac{60}{1}$.

Fig. 24. Scheitelzelle nebst einer angrenzenden Gliederzelle. Vergr. $\frac{500}{1}$.

Fig. 25. Reifes uniloculäres Sporangium mit den scharf abgegrenzten Zoosporen und der Austrittsstelle. Vergr. $\frac{900}{1}$.

Fig. 26. Zweigetheilte Brutknospe mit Stiel. Vergr. $\frac{900}{1}$[1]).

Fig. 27. Brutknospe im optischen Längsschnitt. Vergr. $\frac{700}{1}$.

Fig. 28. Dreigetheilte Brutknospe; der Stiel trägt eine junge Brutknospe. Vergr. $\frac{400}{1}$.

---

1) Fig. 24—26 nach lebendem Material.

Fig. 29. Stielzelle mit junger Brutknospe und der Ansatzstelle einer abgefallenen. Vergr. $\frac{400}{1}$.

Fig. 30. Junges pluriloculäres Sporangium. Vergr. $\frac{650}{1}$.

Fig. 31, 32. Aeltere Stadien nach Behandlung mit Eau de Javelle. Vergr. $\frac{650}{1}$.

Fig. 33. Noch etwas älteres Stadium. Vergr. $\frac{650}{1}$.

Fig. 34. Reifes pluriloculäres Sporangium. Vergr. $\frac{650}{1}$.

Fig. 35. Entleertes pluriloculäres Sporangium. Vergr. $\frac{650}{1}$ [1]).

Sphacelaria tribuloides Menegh.

Fig. 36. Junge Brutknospe. Vergr. $\frac{400}{1}$.

---

1) Fig. 30—35 nach demselben Material, auf welchem die Hauck'sche Tafel (l. c.) beruht.

Inhalt

des vorliegenden 2. Heftes, Band XXVIII.



Die Gattung
Chlamydomonas und ihre nächsten Verwandten.

Von

O. Dill.

Mit Tafel V.

I. Geschichtliches.

Obschon die Familie der Volvocineen von vielen Forschern untersucht und gegenüber andern Gruppen des Thier- und Pflanzenreiches verhältnissmässig gut studirt wurde, so ist doch bei einigen Gattungen der Entwickelungsgang noch nicht in seinem ganzen Umfang bekannt geworden, und zahlreiche Arten finden sich noch im Süsswasser, die nicht oder nur ungenau beschrieben sind. Die Erforschung der Volvocineen erscheint aber besonders wichtig, da sie den Mittelpunkt bilden für den seit lange so lebhaft geführten Streit über die Grenzen zwischen Thier- und Pflanzenreich.

Zahlreiche Forscher haben sich in diesem Jahrhundert mit der Aufgabe beschäftigt, einen durchgreifenden Unterschied zwischen Thier- und Pflanzenreich aufzufinden. Doch alle aufgestellten Schranken fielen nach und nach, bis sich schliesslich die Ueberzeugung Bahn brach, dass solche nicht existiren, dass es unmöglich sei, mit einem scharfen Schnitt Thier- und Pflanzenreich zu scheiden. Auch erkennt man immer mehr, dass in den niederen Protozoen und Thallophyten thierische und pflanzliche Charaktere in buntester Mischung vereinigt sind; es erscheint gerade als eine reizvolle Aufgabe, den Mischtypen nachzugehen, die verbindenden Glieder der beiden Klassen aufzudecken. —

In neuerer Zeit haben Stein[1]) und Bütschli[2]) die historische Entwickelung der Frage in weitgehendster Weise dargestellt und es verbleiben mir nun nur noch die neuesten auf diesem Gebiete erschienenen Arbeiten zu besprechen.

Die im Jahre 1876 von Reinhard als *Chlamydomonas pulvisculus*[3]) beschriebene Art ist von Dangeard[4]) als *Chl. Reinhardi* bezeichnet worden.

Ferner ist in der Arbeit von Dangeard eine neue Art angeführt: *Chl. Morieri*, welche sich theils durch bewegliche, theils unbewegliche Theilungsstadien auszeichnet. Die Gameten sind mit einer Membran versehen, aus welcher bei der Copulation die Inhalte austreten und zur Zygote verschmelzen. Ferner stellte Dangeard die Form *Pithiscus Klebsii* als neue Gattung auf; die Gründe dazu sind von ihm nicht angegeben; jedenfalls ist dies eine Carteria-Species, die sich durch starke Membran und besonders entwickeltes Hautwärzchen auszeichnet, im übrigen aber vom allgemeinen Carteria-Typus nicht abweicht. —

Später beschreibt Dangeard[5]) eine Gattung *Corbierea*. Auch diese dürfte in die Gattung der „viergeisseligen" Chlamydomonaden gerechnet werden. Dangeard bildet auch hier eine neue Gattung.

Hierauf folgt Goroschankin's ausführliche Beschreibung der *Chlamydomonas Braunii*[6]). In dieser Arbeit wird besonders der Unterschied zwischen der von Reinhard als *Chl. pulvisculus* Ehrbg. und der früher von Goroschankin ebenfalls als Chl. pulvisculus, nun aber als *Chl. Braunii* Gorosch. benannten Form festgesetzt. Die trennenden Merkmale bestehen darin, dass bei Chl. pulvisculus Reinhardi nackte Gameten copuliren, während bei Chl. Braunii Gor. eine Copulation bedeckter, d. h. mit Membran versehener Gameten stattfindet und dass sie eher einer oogamen Befruchtung gleicht, da die copulirenden Mikrozoosporen an Grösse deutlich unterschieden sind. Nun hat Stein in seiner

---

1) Stein, Der Organismus der Flagellaten, 1878.
2) Bütschli, Mastigophora. Bronn's Klassen u. Ordg. d. Thierreichs.
3) Ueber Cop. der Schwärmsporen von Chl. u. Stigeoclon.
4) Dangeard, Recherches sur les algues inférieurs.
5) Dangeard, Le Botaniste, 1889. pag. 147.
6) Goroschankin, Beiträge z. System. u. Morpholog. v. Chl. I, 1890.

grundlegenden Arbeit mit *Chlamydomonas pulvisculus* Ehrbg. Copulationszustände in Verbindung gebracht, die nach Goroschankin zu *Chl. Braunii* gehören, so dass also *Chl. pulvisculus* Ehrbg. nach Stein nicht genau difinirt ist. Dangeard schlug deshalb vor, die von Reinhard als *Chl. pulv.* genau beschriebene Form als *Chl. Reinhardi* zu bezeichnen. Diesen Vorschlag weist zwar Klebs[1]) zurück, da er den alten Namen „pulvisculus" beibehalten möchte; hingegen nimmt ihn Goroschankin mit der Bedingung an, die Bezeichnung „Chl. pulvisculus" überhaupt fallen zu lassen[2]), was jedenfalls das einzige Mittel ist, diese Verwirrung in der Nomenclatur zu beseitigen.

Die bedeutendste zusammenfassende Arbeit über Chlamydomonaden ist diejenige von Goroschankin[3]). Darin ist die Entwickelungsgeschichte von zehn genau beobachteten Arten dargelegt und die Ergebnisse sind in den meisten Fällen aus directer, fortgesetzter Beobachtung unter dem Mikroskop gefunden. — Von besonderer Wichtigkeit ist, dass wenigstens bei einigen Arten die vegetative Entwickelung, d. i. die Theilung näherer Beobachtung gewürdigt wurde. So erfahren wir, dass bei Chl. Braunii eine Längstheilung angelegt wird, diese aber dann in Quertheilung übergeht; bei den meisten Formen wurde die Theilungsrichtung allerdings nicht beachtet. Von den in obiger Abhandlung beschriebenen Arten sind zwar sieben schon theilweise oder ganz bekannt, drei aber sind neue Species: *Chl. reticulata, Chl. De-Baryana* und *Chl. Kuteinikowi*[4]). Am Schlusse der Arbeit führt Goroschankin eine Tabelle zur Bestimmung der Arten von Chl. an, welche sich auf die Organisation der vegetativen Individuen stützt und zur raschen Orientirung von grossem Nutzen ist.

In einer Arbeit von Artari[5]) wird eine neue Art *Chl. apiocystiformis* beschrieben. Diese zeichnet sich dadurch aus, dass

---

1) Klebs, Bot. Zeitung, 1889. pag. 220.

2) l. c. pag. 10.

3) Goroschankin, Beitr. z. Kenntniss d. Systcm. u. Morpholog. der Chlamydom. II., 1891.

4) Bei Chl. Kuteinikowi befindet sich der Nucleus hinter dem Pyrenoid, wäre also in dieser Beziehung ähnlich Corbierca Dang., besitzt aber nur zwei Cilien und eine einfache Zygotenmembran.

5) Artari, Entwickelg. u. System d. Protococcoid. Inaug.-Diss., 1892. —

sie sich an einem Substrat durch Schleimausscheidung festheftet, worauf dann die vegetative Fortpflanzung beginnt. Im Allgemeinen erinnert aber diese Form sehr an *Chl. De-Baryana* Gor.

Schmidle[1]) giebt uns eine sehr genaue Beschreibung einer neuen Art *Chlamydomonas Kleinii.* In seiner Arbeit werden uns directe Beobachtungen unter dem Mikroskop über vegetative und sexuelle Fortpflanzung mitgetheilt; ferner finden sich in dieser Abhandlung auch interessante Angaben über Kulturen in Nährsalzlösungen nach Knop und Klebs. Aus diesen Kulturen ist zu entnehmen, dass sich die Individuen darin etwas verändern; aber die gegenseitige Lage der Organe bleibt sich trotz veränderten Lebensbedingungen gleich.

Francé[2]) versucht an Hand der Literatur eine Zusammenstellung und kritische Sichtung der Formen vorzunehmen. Es wäre allerdings sehr zu wünschen, dass in der Nomenclatur mehr Uebereinstimmung herrschte, dass die vielen Synonyma verschwinden, um einen besseren Ueberblick zu gestatten. Diesem Wunsche ist nun Francé in bedeutendem Maasse nachgekommen. Es werden von ihm die vielen Species[3]) in fünf vereinigt, gestützt auf die Behauptung, dass die gegenseitige Stellung der Organe keine Speciescaraktere repräsentiren[4]). So fasste er z. B. *Chl. grandis* St.; *Chl. obtusa* Cohn; *Chl. operculata* Stein; *Chl. obtusa* Braun; *Chl. Steinii* Gorosch. als *Chlamydomonas obtusa* zusammen, ohne auf die gegenseitige Lage von Kern und Pyrenoid und ihre Anzahl, oder auf die Lage und Form des Augenfleckes Rücksicht zu nehmen. Als neue Species führt er an *Chl. halophila*[5]). Zu den genau beschriebenen und bekannten Arten rechnet er:

Chl. pulviscolus Ehrbg. *Chl. tingens* Br. *Chl. obtusa* Br. *Chl. Morieri* Dang. *Chl. halophila* Fr.

In die Gattung der *Carteria* nimmt er auf:
Carteria multifilis Frs. *Carteria minima* Dang. *Carteria Klebsii* Fr. (*Pithiscus Klebsii* Dang.)

---

1) Schmidle, Chl. Kleinii. Flora, 1893 I. pag. 16—26.
2) Francé, Zur Systematik einiger Chlamyd., 1892.
3) l. c. pag. 276.
4) l. c. pag. 279.
5) Nach Beobachtungen und Angaben von Prof. Entz.

Als ungenügend bekannt bezeichnet er:

Chl. flavovirens Rostaf. *Chl. pluvialis* Walle. *Chl. monadina* St. *Chl. Perty* Gor.

Wenn die von Francé aufgestellte Behauptung sich beweisen oder rechtfertigen liesse, wäre allerdings die Systematik der Chlamydomonaden um ein Bedeutendes vereinfacht; leider aber giebt er uns gar keinen Beweis und keine Anhaltspunkte dafür.

Die Aufgabe vorliegender Arbeit, welche auf Anregung des Herrn Professor Klebs ausgeführt wurde, besteht in der Untersuchung der Familie der Chlamydomonadinen. Dieselbe bezweckt ausser der Feststellung der vegetativen Vermehrungsart die durch verschiedenartige Kulturen an den Individuen hervorgerufenen Veränderungen zu constatiren.

Nach Francé soll ja die gegenseitige Lage der inneren Organe dieser niederen Wesen eine beliebige, wechselnde sein, und deshalb kultivirte ich die Arten unter möglichst verschiedenen Bedingungen, sowohl unter sehr günstigen, als auch unter sehr schlechten, um dadurch die Individuen zu veranlassen in irgend einer Weise die gegenseitige Lage der Organe zu verändern. Ich fand aber in den allermeisten Fällen die Constanz der Charaktere erhalten.

Nur eine Species *Chl. longistigma* zeigt bei Kultur in Nährsalzlösungen die Vermehrung der Pyrenoide; allgemein war nur eine Membranverdickung als Folge der veränderten Existenzbedingungen aufgetreten; eine Verschiebung der Organe in der Zelle habe ich nirgends gefunden.

Ich lasse nun die Beschreibung der von mir beobachteten und kultivirten Formen folgen, wobei ich bemerke, dass ich jeweilen gleichzeitig die verschiedenen Kulturen in Wasser, Knop'scher Nährsalzlösung oder auf Torf anlegte. Die Untersuchungen über die Entwickelung wurden theils in hängenden Tropfen, theils an Material aus Kulturgefässen, theils an frisch gesammelten Individuen vorgenommen.

Bei der ersten der beschriebenen Formen habe ich die Methoden und Resultate der Untersuchung mit aller Ausführlichkeit besprochen und ich beschränke mich bei den folgenden auf

die Angabe der hauptsächlichsten Merkmale und Unterschiede der Arten.

An dieser Stelle möchte ich Herrn Professor Klebs, unter dessen Leitung vorliegende Arbeit ausgeführt wurde, für seine vielfache Unterstützung den verbindlichsten und herzlichsten Dank aussprechen.

II. Specieller Theil.

1. Chlamydomonas longistigma nov. sp.

Taf. V, Fig. 1—8.

Diese Art fand ich in Vertiefungen in der Nähe der Kandermündung und in den Sümpfen bei Märkt während der Monate November bis Februar. Die vegetativen Individuen haben eine cylindrische bis ovale Form. Die Zellen haben eine Länge von 25—35 μ und eine Breite von 19—22 μ, sind also bedeutend grösser als Chl. Braunii Gorosch.[1]) (Taf. V, Fig. 1). Die Membran zeigt ausser einem breiten Hautwärzchen keine Verdickungen, ist zart und liegt dem Inhalt enge an. Bei älteren Exemplaren, besonders bei Theilungsstadien, zeigt die Membran der Mutterzelle eine eigenthümliche Structur. Die äussere Contur sowohl als die innere sind schwach gewellt, und die correspondirenden Wellenthäler der äusseren und inneren Contur sind jeweils durch ein helleres Band verbunden. Mit Methylenblau färbt sich die Membran leicht, das Hautwärzchen jedoch nicht. Das Letztere ist breit und flach; im Querschnitt erscheint es keilförmig zugespitzt, so dass es am Besten mit einer Dachfirst zu vergleichen ist. Das Protoplasma tritt in Form einer Spitze in das Hautwärzchen ein und von dort gehen zwei feine Cilien von ca. Körperlänge aus. Im vorderen Theil des Protoplasma, unmittelbar hinter der Cilienbasis liegen zwei grosse alternirend pulsirende Vacuolen. Im Inhalt finden wir den Chloroplast als ein tief ausgehöhltes Bläschen, dessen innere Contur nicht glatt, sondern gewellt ist; die Einschnitte können so tief gehen, dass der Bau der Chromatophoren an den der *Chl. reticulata* erinnert. Es ist

---

1) Die gewöhnl. Länge von Chl. Braunii ist 18—20 μ.

mir jedoch nicht gelungen, eine Netzstructur desselben nachzuweisen. In der Mitte des Körpers befinden sich, dem Chromatophor eingelagert zwei, selten drei Pyrenoide symmetrisch auf beiden Seiten des dazwischen liegenden Zellkernes. Bei jüngeren Individuen liegen die Pyrenoide gewöhnlich etwas hinter der Mitte der Körperachse und können eine ziemliche Ausdehnung erhalten, so dass sich die durch sie hervorgerufenen Vorsprünge im Innern der Zelle fast berühren. Im Allgemeinen ist nur wenig Pyrenoidstärke vorhanden; diese tritt erst bei der Theilung in grösserer Menge auf, während sich Stromastärke über den ganzen Chromatophor zerstreut vorfindet.

Bei Kulturen in verschieden procentigen Nährsalzlösungen beginnen die Pyrenoide zu Bändern auszuwachsen (Taf. V, Fig. 2). Die Enden derselben sind keulenartig verdickt oder zurückgeschlagen, und nach einiger Zeit entstehen daraus durch Abschnürung mehrere Pyrenoide. (Die Vermehrung der Pyrenoide bei Kultur in Nährsalzlösung wird auch von Klebs für Hydrodyction angegeben.) Diese Bänder können verschiedene Formen annehmen, oft sind sie hufeisenförmig, und in diesem Stadium erinnert die Art an *Chl. Braunii*, jedoch ist hier die Lage der Pyrenoide und ihre Stellung zum Zellkern eine andere. Der Augenfleck ist bei dieser Form sehr charakteristisch: er besteht aus einem langgestreckten, dünnen Band, welches sich in der vorderen Körperhälfte befindet und sich von der Mitte bis zum vorderen Dritttheil der Längsachse erstreckt. Die Lage des Stigma ist durch diejenige des Hautwärzchens bedingt, indem der Augenfleck stets auf demjenigen Meridian liegt, welcher durch die Längsausdehnung des Hautwärzchens geht. Das untere oder hintere Ende des Stigma ist in den meisten Fällen etwas eingebogen (Taf. V, Fig. 1).

In der Mitte der Zelle liegt ein grosser Kern mit Nucleolus, welcher mit Gentianaviolett direct gefärbt werden kann. Auch tritt er bei Behandlung mit Jod in Jod-Kalium deutlich hervor und wird mit Boraxcarmin und Hämatoxylin leicht nachgewiesen.

Die vegetative Vermehrung, die Theilung, wird durch ein 3—4stündiges Ruhestadium der Individuen eingeleitet, während welchem sie sich mit Stärke erfüllen und an Grösse zunehmen. Dann löst sich der Protoplast an der vorderen und hinteren

Seite von der Membran los, und die nun freiliegenden Enden sind von einer stark lichtbrechenden Schicht, dem Ectoplasma, umgeben; eine Membran, wie sie von Goroschankin bei der Theilung von *Chl. Braunii* gesehen, konnte ich nicht nachweisen. Diese den Chromatophor umgebende consistente Plasmaschicht fand ich auch bei der Theilung von *Chl. grandis* St. — Nun beginnt am Vorder- und Hinterpole eine longitudinale Einschnürung, welche in Form einer äusserst zarten Furche den Protoplast in zwei Ellipsoide theilt (Taf. V, Fig. 3). — Die Theilungsebene geht zwischen den beiden noch sichtbaren Vacuolen durch und scheidet die beiden Pyrenoide so, dass in jeder Zellhälfte eins ist. Hierauf dreht sich der Protoplast in einer bestimmten Richtung, bis die mitgedrehte Theilungsebene um 90° verschoben ist und wir dann das typische Bild einer normalen Quertheilung haben (Taf. V, Fig. 3, 4, 5). Der ganze Vorgang der Drehung beansprucht ca. 30—40 Minuten, und es ist dabei in einigen Fällen deutlich zu verfolgen, wie die beiden pulsirenden Vacuolen vom Pol (Hautwärzchen) der Zelle aus auf einem Meridian bis zum Aequator gleiten. —

Während dieses Ueberganges von Längstheilung in Quertheilung ist die Furche nur unmerklich tiefer geworden und erst nachdem die Drehung vollendet, beginnt die eigentliche Durchschnürung, welche etwa 20—30 Minuten beansprucht. Dann runden sich die Tochterzellen ab und ordnen sich so, dass die vorderen Pole der Tochterzellen nebeneinander zu liegen kommen, worauf die Membran, die Cilien und die übrigen Organe gebildet werden. In vielen Fällen tritt nach der ersten Durchschnürung sofort eine zweite ein. Die neue Theilungsebene ist parallel zur Längsachse der Mutterzelle und senkrecht zu derjenigen der Tochterzellen (Taf. V, Fig. 6).

Die vier Tochterzellen ordnen sich in der Mutterzellmembran gewöhnlich so an, dass alle Pole der Tochterzellen nach derselben Seite gerichtet sind und ihre Längsachsen senkrecht zu derjenigen der primären Zelle stehen.

Bei diesem Theilungsprocess finden wir somit die interessante Thatsache, dass die ursprünglich angelegte Längstheilung in eine Quertheilung übergeht; somit stellt uns dies einen Uebergang

zwischen der Längstheilung bei den Flagellaten und der Quertheilung der Algen, d. h. Pflanzen dar.

Nach einigen Stunden Ruhe, während welcher die Zellen wachsen und dadurch die Mutterzellhaut ausgedehnt wird, erhalten die jungen Individuen die Membran mit Hautwärzchen und Cilien, ferner treten Amylumheerde und der Augenfleck hervor, worauf sie sich zu bewegen anfangen und durch einen Riss der primären Zelle ausschwärmen. Diese letztere wird dann rasch aufgelöst und verschwindet. — Des Oefteren beobachtete ich Doppelindividuen. Diese entstehen bei unvollständiger Längstheilung und kommen auch bei anderen Species, die Längstheilung zeigen, vor, wie z. B. solche von mir bei *Chl. reticulata* bemerkt wurden. Auch Goroschankin constatirt ihr Vorkommen bei *Chl. Braunii*[1]).

Im Allgemeinen zeigen die Doppelindividuen eine Grösse, welche nur wenig von der normalen abweicht. Ich hatte auch Gelegenheit zu beobachten, dass sich diese Doppelindividuen vermehren können.

Die geschlechtliche Vermehrung konnte ich bei dieser Form dadurch hervorrufen, dass ich eine Kultur in 1 % Nährsalzlösung mit frischem Wasser übergoss. Nach drei Tagen begann die Gametenbildung.

Die Gameten sind langgestreckte, cylindrische Zellen, vorn und hinten abgerundet. Die Länge schwankt zwischen 10—13 und die Breite beträgt 5—6 μ (Taf. V, Fig. 7). Sie sind mit einer zarten, dem Inhalt eng anliegenden Membran umgeben, welche am Vorderende ein Hautwärzchen mit zwei feinen, seitlich entspringenden Cilien von über Körperlänge besitzt.

Der Chromatophor ist tief becherförmig ausgehöhlt und gleicht in der Structur demjenigen der vegetativen Individuen. In der Mitte befindet sich ein dem Chromatophor eingelagertes Pyrenoid von ziemlicher Grösse. In der vorderen Hälfte des Körpers liegt der scheibenförmige Augenfleck. Ferner sind an der Cilienbasis zwei pulsirende Vacuolen zu erkennen. Die Mikrogonidien entstehen gewöhnlich zu 4—8 in einer Zelle. Bei der Copulation verbinden sich je zwei Gameten von gleicher

---

1) l. c., p. 11.

Grösse oder von nur ganz geringem Grössenunterschied. Die beiden copulirenden Zellen halten sich während 2—3 Stunden mit den Cilien fest, ohne sich mit den Schnäbelchen zu berühren, wobei sie in steter zitternder Bewegung sind. Sobald nach der angegebenen Zeit die Bewegung aufhört, legen sich die beiden Gameten mit genäherten Schnäbelchen in der Weise zu einander, dass ihre Körperachsen unter einem rechten Winkel geneigt sind. Nach Verlauf einer weiteren Stunde beginnt dann erst der eigentliche Act der Copulation, welcher etwa 10 bis 15 Minuten beansprucht und sich in folgender Weise gestaltet: Der Inhalt der Gameten contrahirt und löst sich von dem hinteren Theil der Membran ab, hierauf tritt der gesammte Inhalt aus dem Vorderende aus und rundet sich ab. Dies geschieht bei beiden Gameten gleichzeitig, doch kommt es auch vor, dass der eine Inhalt etwas rascher austritt als der andere, wie dies auch bei *Chl. reticulata* beobachtet wird. Wenn die beiden Protoplasten fast ganz ausgeschlüpft sind, so beginnt ihre Verschmelzung; die hyalinen Theile gehen ineinander über und die übrige Substanz mit Chromatophor etc. schmiegt sich aneinander und verschmilzt zu einer kugeligen Masse. Während dieser Copulation verschwinden dann auch die Cilien, so dass die fertige Zygote unbeweglich ist und zwischen den beiden Gametenmembranen liegen bleibt. Bei diesem Vorgange sind die beiden Augenflecke sowohl wie die Pyrenoide deutlich zu sehen; erst nach einigen Tagen färbt sich der Inhalt des Copulationsproductes dunkelgrün und lässt keine besonderen Organe mehr erkennen. In dieser Zeit hat sich auch um die junge Zygote eine stark lichtbrechende Membran gebildet.

Es erübrigt mir noch die Resultate der verschiedenen Kulturen anzugeben.

Bei der Kultur in gewöhnlichem Wasser gingen die Individuen bald in palmellenartigen Zustand über und füllten sich mit Stärke. Pyrenoide fand ich fast immer nur zwei, höchst selten drei, Hautwärzchen und Augenfleck blieben sich gleich, einzig die Membran zeigte eine ganz geringe kaum merkbare Verdickung.

In 0,2 % Nährsalzlösung gedieh die Form gut, sie vermehrte sich durch Theilung und blieb mehrere Monate in freier

Bewegung. In dieser Nährsalzlösung beobachtete ich die lebhafte, schon erwähnte Pyrenoidvermehrung und das Pyrenoidwachsthum. Ich bemerkte ganz eigenartige Bildungen, bald spiralig bandförmige, bald hufeisenförmige oder keulenartige Gestaltungen des Pyrenoids. Um mich zu überzeugen, dass diese Gebilde wirklich aus Pyrenoidsubstanz bestehen, behandelte ich sie mit Jod in Jodkalium, die Stärkehülle färbte sich blauschwarz, die Grundsubstanz blauroth. Ferner konnte ich sie nach den bekannten Färbungen als Pyrenoide erkennen. Ich beobachtete Individuen längere Zeit in hängenden Tropfen und konnte erkennen, dass das Band in der Mitte nach und nach dünner wurde und später daraus zwei, vier, ja sogar einmal fünf Pyrenoide entstanden, so dass ich berechtigt bin anzunehmen, dass sich das Pyrenoid getheilt habe[1]). Sobald ich dann diese Individuen wieder in gewöhnliches Wasser brachte, hörten diese Wucherungen auf. Bei anderen blieb es bei der constanten Zweizahl der Amylumheerde.

Als fernere Veränderungen in Folge der Kultur in Nährsalzlösung sind zu betrachten: die Verdickung der Membran; die äussere Contur derselben quoll gallertartig auf, so dass kleine Partikel und Krystalle aus der Lösung sich an der Membran anheften konnten. In noch höherem Maasse trat die Verquellung der Membran in 1 % Nährsalzlösung auf. Besonders waren es die Membranen der Theilungsstadien, doch auch solche einzelner Zellen, welche diese Erscheinung zeigten. Im Uebrigen war der Inhalt in allen Nährsalzkulturen sehr arm an Stärke, der Chromatophor stark entwickelt. Während der Augenfleck und die Vacuolen nichts besonderes zeigten und auch ihre Lage nicht änderten, traten Veränderungen betreffs Anzahl und Form der Pyrenoide auf; ihre Lage zum Zellkern blieb aber dieselbe, indem eben die neuentstandenen sich in einem Ring gruppirten, mit dem Kern als Centrum.

In 2 % Nährsalzlösung nahmen die Individuen rasch an Grösse zu, starben aber nach wenigen Tagen ab.

Im Gegensatz zu den Kulturen in Nährsalzlösungen zeichneten sich diejenigen in 1 % Zuckerlösung durch einen sehr

1) Auch Schmidle beobachtete Aehnliches an Chl. Kleinii, Flora 1893, I.

bedeutenden Gehalt an Stromastärke aus, welches zur Folge hatte, dass die Individuen dunkelgrün waren. In den ersten Tagen der Kultur trat der Kern als stark lichtbrechende Kugel, ohne Tinctionsmittel sichtbar, hervor, wurde aber später durch die auftretenden Stärkekörner verdeckt.

Auch auf feuchten Torf ausgesäet hielt sich die Form sehr gut, die Zellen wurden rundlicher, füllten sich mit Stärke und theilten sich lebhaft. Auch hier verdickte sich die Membran in der oben angegebenen Weise.

Wie aus der Beschreibung dieser Art hervorgeht, stimmt sie in Bezug auf die Theilungsart mit Chl. Braunii überein; ihr vegetativer Bau und ihre sexuelle Vermehrung ist aber vollständig verschieden. Was die Uebereinstimmung mit bekannten Arten betrifft, so steht Chl. longistigma in der Nähe von *Chl. monadina* St.; da letztere aber ein bandförmiges Pyrenoid hat, dürfte sie jedenfalls mit Chl. Braunii identisch sein. Andere Arten mit zwei Pyrenoiden (Chl. Kleinii, Chl. grandis St.) zeichnen sich dann wieder dadurch aus, dass die beiden Pyrenoide in der Längsachse des Körpers liegen, während hier in der Querachse. Ich sah mich deshalb genöthigt eine neue Form aufzustellen und als leicht kenntliches und charakteristisches Merkmal das lange, stäbchenförmige Stigma zu benützen.

2. Chlamydomonas parietaria nov. sp.

Tafel V, Fig. 9—12.

Diese Art fand ich in den Monaten Mai und September im Sumpf bei Neudorf, wo sie das Wasser einer kleinen Bucht hellgrün färbte; auch traf ich sie in Menge in den in der Nähe des Sumpfes gegrabenen Löchern.

Die vegetativen Individuen entsprechen im Bau der Chl. Reinhardi (Gorosch.), zeichnen sich aber durch folgende Eigenschaften aus. Die äussere Form ist spitz-oval, die Membran hat ein spitziges Wärzchen und am Hinterende eine schwache Verdickung; aus dem Hautwärzchen treten zwei feine Cilien von doppelter Körperlänge aus. Der Chromatophor ist tief becherförmig, dünnwandig und hat ein seitlich eingelagertes Pyrenoid.

Die Länge der ungeschlechtlichen Zellen beträgt 16—18 μ, die Breite 9—11 μ.

Die vegetative Vermehrung geschieht durch Quertheilung. Die geschlechtliche Fortpflanzung besteht in Bildung von 16—32 nackten Planogameten; diese zeigen ausser der langen cylindrischen Form die Gestalt der vegetativen Individuen; ihre Länge beträgt 6—10 μ. Die Copulation zeigt nichts besonderes. Die Zygoten weisen nach 2—3 Wochen eine braunrothe Färbung auf.

Bei Kulturen in verschiedenen Nährlösungen blieb die Form constant, und es trat nur eine Membranverdickung auf, so dass ich diese Art also als selbstständige Species aufstellen darf. Als Hauptmerkmal dient die spitz-ovale Form und das wandständige Pyrenoid.

3. Chlamydomonas Reinhardi (Dang.).

Diese Form fand ich unterhalb der Kirche von St. Margarethen bei Basel in Regenpfützen und auch vielerorts vereinzelt in stehendem Wasser.

Sie wurde bereits von Reinhard, Dangeard und Goroschankin genau beschrieben, so dass ich nur in Bezug auf die Theilungsart eine Ergänzung zu geben vermag.

Die vegetative Vermehrung besteht in einer Quertheilung. Allerdings giebt Goroschankin an: „die ungeschlechtliche Fortpflanzung geschieht nach dem gleichen Typus wie bei Chl. Braunii und anderen Arten dieser Gattung". — Wie später gezeigt werden soll, ist die Theilungsart von Chl. Braunii ganz eigenartig, die Angabe Goroschankin's also nicht zutreffend. Die Quertheilung vollzieht sich im Verlauf von 2—3 Stunden und in Ruhe.

Bei Kulturen auf feuchtem Torf und in Nährsalzlösungen hält die Art lange Zeit aus und zeigt dabei keine wesentlichen Veränderungen in Form und Structur.

4. Chlamydomonas reticulata (Gorosch.).

Von Mitte October bis Mai fand ich im Bassin des botanischen Gartens „grünes Wasser", welches von den in grosser

Menge vorkommenden *Chl. reticulata* und *Chl. De-Baryana* gefärbt wurde, die seit vielen Jahren regelmässig während der Winterzeit in diesem Bassin auftreten. Ferner traf ich diese Art während des Winters in den Weihern von Arlesheim, Rührberg und Neudorf, im April in den „Hanflöchern" bei Freiburg i. B. Da ich genügend Material besass, so konnte ich diese Form genau untersuchen; ich habe im Wesentlichen die Beobachtungen Goroschankin's bestätigt gefunden.

Die vegetative Vermehrung geschieht durch Längstheilung in 2—4 Tochterzellen, deren Chromatophor sich sofort durch Spalten und Oeffnungen und durch das Fehlen des Pyrenoids auszeichnet. Bei Theilungen, welche am Morgen vor sich gehen, konnte ich oft beobachten, dass die Zellen, nachdem die Einschnürung schon durchgeführt war, sich noch bewegten, in gleicher Weise wie es stets bei Chlorogonium und Polytoma der Fall ist. Die ursprünglichen Cilien waren noch vorhanden, und im Innern der Zelle waren noch feine Fäden zu bemerken, die aber nicht zu fixiren waren.

In Nährsalzlösungen tritt eine geringe Vergrösserung des Chromatophors auf, so dass in concentrirten Lösungen die Spalten nicht mehr ohne Reagentien zu erkennen sind. Andere Veränderungen sind nicht zu bemerken. Bei Kulturen im Thermostat bei 20—24° gehen die Individuen rasch zu Grunde.

5. Chlamydomonas pisiformis nov. sp.

Taf. V, Fig. 13—19.

Diese Form findet sich in den Weihern von Neudorf; ich fand sie im Monat September das Wasser grünfärbend und den Rand des Ufers überziehend. Auch begegnete ich vereinzelten Exemplaren an anderen Orten, z. B. an der alten Strasse nach Hägenheim.

Die ungeschlechtlichen Individuen sind kleiner als die von Chl. longistigma, sie haben eine Länge von 18—24 μ, eine Breite von 11—14 μ. Die Längsseiten sind gebogen, so dass eine charakteristische bohnenähnliche Form zu Stande kommt (Taf. V. Fig. 13 und 14). Auch an der Bewegungsart ist diese

Species leicht zu erkennen, da der Körper eine schaukelnde Hin- und Herbewegung zeigt, wobei die concave Seite der Zelle nach oben gerichtet ist. Das Hautwärzchen ist flach und breitgedrückt; aus seinen Ecken treten zwei feine Cilien von Körperlänge aus. Das Pyrenoid liegt ganz im hinteren Theil der Zelle. Auf der Rückenseite liegt im vorderen Dritttheil der Zelle ein kleiner ovaler bis runder Augenfleck.

Die ungeschlechtliche Vermehrung geschieht durch Quertheilung. Die sexuelle Fortpflanzung erfolgt durch nackte Planogameten von 6—9 μ Länge auf ca. 5 μ Breite. Die Zygote hat einfache Membran und wird dunkelbraun.

In den verschiedenen Kulturen zeigt diese Art ausser Membranverdickung keine weiteren Veränderungen.

6. Chlamydomonas grandis (Stein).

Taf. V, Fig. 20.

Diese Art fand ich in einem beim Jungholz (ob Säckingen) gelegenen Teich im Monat October. Es ist eine cylindrische Chl.-Form, an beiden Enden etwas verjüngt und abgerundet. Die Länge beträgt 36—40 μ. Sie zeichnet sich durch den aus Bändern zusammengesetzten Chromatophor aus und hat eine deutliche, dem Körper eng anliegende Membran. Diese zeigt keine besondere Structur, auch fehlt das Hautwärzchen; dagegen ist am Vorderende des Protoplasten ein Schnäbelchen, welches in eine Einbuchtung der inneren Membrancontur einspringt. Im übrigen entspricht diese Art ganz der von Schmidle beschriebenen *Chlamydomonas Kleinii*[1]).

In Nährsalzlösungen ging diese Form sehr bald in ein Ruhestadium über, begann sich zu theilen und bildete Palmellenzustände. Auf Torf ausgesäet gingen die Zellen bald zu Grunde.

7. Chlamydomonas angulosa nov. sp.

Taf. V, Fig. 21—25.

Im Hochmoor bei „Jungholz“ (ob Säckingen) fand ich im Herbst neben *Chl. grandis* eine neue Chl.-Form, welche ich seither auch vereinzelt im Birsigfluss antraf.

1) Flora 1893, I, l. c.

Die vegetativen Individuen gleichen denjenigen von Chl. longistigma, sind aber etwas kleiner (20 μ). Das Hautwärzchen ist breit, die aus ihm austretenden Cilien sind von Körperlänge. Der Chromatophor ist tief kelchförmig ausgehöhlt und trägt in seinem Boden ein charakteristisches prismatisches 4—6 seitiges Pyrenoid. Der Augenfleck ist stäbchenförmig (Fig. 21).

Die vegetative Vermehrung erfolgt durch Längstheilung; auch kommen Doppelindividuen vor. Die sexuelle Fortpflanzung konnte ich nicht beobachten. Bei Kulturen in 0,1 bis 0,5 % Nährsalzlösungen, auf Torf, zeigten sich ausser Membranverdickung und Stärkeabnahme keine weiteren Veränderungen der Individuen; das Pyrenoid behielt seine eckige Form bei.

8. Chlamydomonas gigantea nov. sp.

Taf. V, Fig. 25—30.

Diese Art fand sich am Anfang des Sommers im Weiher bei Neudorf und in den „Hanflöchern" bei Freiburg i. B. Sie ist durch ihre Grösse (L. 34—38 μ, B. 24—28 μ) und den Besitz von mehreren Pyrenoiden ausgezeichnet.

Bei der Plasmolyse zieht sich der Protoplast von der Membran zurück; jedoch bleibt er an vielen Stellen durch feine Stränge von Protoplasma mit ihr verbunden (Fig. 26); auch bleibt der Augenfleck an der Wand der Zelle, so dass jedenfalls ein dünner Beleg von Protoplasma an der Zellmembran zurückbleiben muss. Die 5—8 unregelmässig vertheilten Pyrenoide zeigen eine ähnliche Streifung wie bei *Chl. De-Baryana.*

Die vegetative Vermehrung geschieht durch Längstheilung. Die geschlechtliche Fortpflanzung konnte ich nicht beobachten. Diese Art ist jedoch im Stande in ein Dauerstadium überzugehen, in ähnlicher Weise wie *Euglenen, Pyramimonas, Polyblepharis* u. s. w. Aus bis jetzt nicht näher bekannten Ursachen wird die Membran gesprengt, der unter metabolischer Bewegung austretende Inhalt rundet sich ab (Fig. 27). Dann treten kleine hyaline Protoplasmawärzchen an der Peripherie hervor und nehmen später Zackenform an (Fig 28 und 29). Der Inhalt der Zelle wird durch Anhäufung von Stärke dunkler und um-

giebt sich mit einer Membran, die Protoplasmazacken werden in Membransubstanz umgewandelt und bilden die äussere Contur der entstandenen Membran. Später färbt sich die Membran braunroth, die Zacken bleiben hell. Der ganze Process bis zur Membranbildung dauert 3—4 Stunden. Kulturversuche wurden nicht angestellt.

9. Chlamydomonas stellata nov. sp.

Taf. V, Fig. 31—36.

Diese Art fand sich im Winter in einem Weiher bei Rührberg (ob Wyhlen), ferner auch in den Weihern bei Arlesheim.

Sie gleicht in den Umrissen der *Chl. longistigma,* hat aber nur eine Länge von 18—20 μ und eine Breite von 10—13 μ. Sie zeichnet sich durch den Bau des Chromatophors aus, welcher Längsspalten zeigt, doch sind sie nicht der ganzen Länge nach verlaufend, sondern verlieren sich oder theilen sich gabelig; wenigstens kommt kein deutliches Bild der Längsstreifung zu Stande, wie z. B. bei *(Chl. Kleinii) Chl. grandis.*

Der Chromatophor besteht aus Lamellen, welche alle an einem centralen Ring befestigt sind; dieses Mittelstück trägt auch das Pyrenoid. Gegen das Vorderende der Zelle liegt ein länglich-elliptischer, an den Enden etwas zugespitzter Augenfleck. Der Zellkern liegt im vorderen Hohlraum der Zelle.

Die vegetative Vermehrung geschieht durch Quertheilung.

In Kulturen erhält sich diese Art sehr gut und zeigt wie *Chl. reticulata* eine kleine Volumenzunahme des Chromatophors, die gegenseitige Lage der Organe bleibt aber constant.

10. Chlamydomonas De-Baryana (Gorosch.).

Diese von Goroschankin aufgestellte Art fand ich sowohl im Bassin des botanischen Gartens, als auch im Allschwylerweiher und im Schlossteich von Jnzlingen. Sie zeichnet sich durch ihre runde Gestalt, ihr halbrundes Hautwärzchen und ihr gestreiftes Pyrenoid aus. Ich fand die Beobachtungen Goroschankin's bestätigt und kann nur noch beifügen, dass die

Streifung des Pyrenoids sehr wahrscheinlich darauf beruht, dass die Stärkekörner in concentrischen Ringen abgelagert sind, da bei Anwendung von jodhaltigen Reagentien oder Tinctionsmitteln die Streifung deutlicher zu erkennen ist. Die ungeschlechtliche Vermehrung erfolgt durch Quertheilung. In Kulturen zeigte sich keine wesentliche Veränderung.

11. Chlamydomonas gloeocystiformis nov. sp.

Taf. V, Fig. 37—38.

Diese Art fand sich im Monat März zwischen Zwingen und Laufen in einem Graben längs des Eisenbahndammes. Die Gestalt der ungeschlechtlichen Individuen gleicht derjenigen von *Chl. parietaria*, unterscheidet sich aber dadurch, dass das Pyrenoid nicht wandständig ist und dass die Membran dick und gallertartig aufgequollen erscheint. Dieselbe hat die Eigenschaft, dass sie sich sowohl mit Methylenblau, Bismarckbraun und Saffranin, als auch mit Congoroth, Eosin und Cyanin färbt[1]).

Die ungeschlechtliche Vermehrungsart stimmt mit der von *Chl. longistigma* überein. Von besonderer Eigenthümlichkeit ist die Bildung des Palmellenstadiums. Es verquellen die Membranen nicht, wie bei so vielen Arten, sondern bleiben im Gegentheil sehr deutlich erhalten. In vielen Fällen bildet sich sogar eine zweite, ja dritte Membran in der ursprünglichen, so dass wir das typische Bild von Nägeli's[2]) und Cienkowski's[3]) *Gloeocystis vesiculosa* Nägeli erhalten (Fig. 38).

In Kulturen erhält sich diese Art sehr lange freischwimmend und geht nach mehreren Monaten erst in Palmellenstadien über, ohne wesentliche Veränderungen zu zeigen.

12. Carteria obtusa nov. sp.

Taf. V, Fig. 39—41.

Diese Art findet sich im Hochmoor von Jungholz. Sie gleicht in der äusseren Form der *Chl. longistigma* (L. 25—30 μ,

1) Zimmermann, Botan. Mikrotechnik.

2) Nägeli, Gattung einzelliger Algen, p. 66 und Taf. IV F.

3) Cienkowsky, Ueber einige chlorophyllhaltige Gloeocapeen. Botan. Zeit. 1865, p. 21, Taf. I, Fig. 10—23.

B. ca. 15 μ). Das Hautwärzchen ist breit, keilförmig, aus ihm treten an jedem Ende je ein Paar Cilien aus, von mehr als Körperlänge die sich mit Methylenblau leicht färben. Die Systole der beiden pulsirenden Vacuolen geschieht in der Weise, dass sie sich zunächst auf $^2/_3$ verkleinern und dann nach kurzer Pause ganz verschwinden. Der grosse, runde und scheibenförmige Augenfleck liegt in der Nähe der Vacuolen. Das Pyrenoid ist in der Mitte des tief ausgehöhlten Chromatophors eingelagert.

Die vegetative Vermehrung erfolgt durch Längstheilung, die sexuelle durch Bildung von 2—4, selten 8 Planogameten, welche mit deutlicher Membran versehen sind. Die Copulation geschieht nach dem Typus von *Chl. longistigma.* Bei Kulturen ist auffallend, dass sich diese Art sehr lange auf feuchtem Torf erhält, ohne ihre Gestalt wesentlich zu ändern.

13. Carteria cordiformis (Carter.).

Taf. V, Fig. 42—44.

Sowohl in den Sümpfen bei Märkt, als auch bei Neudorf, traf ich diese Art im Frühjahr.

Die Form der Individuen entspricht Stein's Abbildungen von *Tetraselmis cordiformis,* die Länge ist 18—20 μ, die Breite 15—16 μ. Aus der Einbuchtung der Herzform entspringen vier gleichlange Cilien, an deren Grund sich zwei grosse pulsirende Vacuolen befinden. Der Chromatophor ist muldenförmig und enthält das grosse Pyrenoid. Der Augenfleck ist discusförmig. Die ungeschlechtliche Vermehrung ist eine in Ruhe vor sich gehende Längstheilung. In Kulturen sterben die Individuen sehr bald ab.

14. Carteria multifilis (Fres.).

Taf. V, Fig. 51.

Diese von Goroschankin als *Chlamydomonas multifilis* vollständig beschriebene Art fand ich in geringer Menge in Weihern von Arlesheim und Neudorf, so dass ich keine Kulturversuche anstellen konnte. Die Untersuchung beschränkte sich deshalb auf den vegetativen Bau, wobei ich die Angaben Goroschankin's bis auf die Insertion der Cilien bestätigen kann.

Es treten nämlich die vier Cilien paarweise aus, das eine Paar links, das andere rechts vom Hautwärzchen und nicht, wie in Taf. II, Fig. 14 bei Goroschankin angegeben, alle vier Cilien aus derselben Stelle. Dies erkennt man auch schon an den Abbildungen von Fresenius[1]). Auch glaube ich aus einer Abbildung von Fresenius[2]) auf Längstheilung schliessen zu dürfen.

15. Pyramidomonas tetrarhynchus (Schmarda).

Taf. V, Fig. 45—50.

Diesen von Dangeard[3]) beschriebenen Organismus, welcher schon von Schmarda[4]) und Stein[5]) gekannt wurde, habe ich in den Sümpfen von Neudorf, Märkt und am Wege von Lörrach nach Röthelnweiler gefunden.

Obgleich diese Form von Dangeard ausführlich beschrieben, will ich hier doch meine eigenen Beobachtungen mittheilen, da sie dazu dienen mögen, die früheren Angaben zu bestätigen und in einigen Punkten zu ergänzen.

Die Form der Individuen ist im Längsschnitt ein langgestrecktes gleichschenkeliges Dreieck, dessen Basis die Vorderseite bildet. Im Querschnitt zeigt die vordere Hälfte eine viertheilige Rosette, entstanden aus dem eigentlichen Körper, als centralem Kern und den vier Flügeln als den Blättern (Taf. V, Fig. 45, 46). Die Flügel verlieren sich nach hinten, so dass der Körper in einen stumpfen Conus ausläuft. Die Länge der Individuen ist sehr verschieden. Die von mir beobachteten zeigten im Allgemeinen eine solche von 25—30 μ und im vorderen Theil eine Breite von 15—20 μ. Das breite Vorderende trägt vier Cilien, welche aus der Einsenkung der Stirnfläche paarweise entspringen. Die Basen der Cilienpaare sind von einander entfernt, so dass

1) Abhandl. d. Senck. Natf.-Gesellsch., 1856—1858, Bd. II, Taf. XI, Fig. 34 und 36.

2) Ebenda, Fig. 40.

3) Dangeard, Le Botaniste, 1889, p. 137.

4) Schmarda, Neue Formen von Infusorien. Denkschrift d. Wien. Akad. Bd. I, 1850, II. Abth.

5) l. c., Taf. XIX, Fig. 12 u. 13.

also die vier Cilien nicht aus einem Punkt entspringen. Die Länge der ziemlich derben Geisseln beträgt ca. das $1^1/_2$fache der Körperlänge. Am Grunde der Cilienpaare liegt je eine grosse pulsirende Vacuole. Sie sind allerdings schwer zu bemerken, da die Einsenkung und die verhältnissmässig tiefe Lage im Protoplasma die Beobachtung erschweren. Der Körper ist nicht von einer Membran umschlossen, sondern er ist nur von einer stark lichtbrechenden Hautschicht des Protoplasmas umkleidet. — Der Chromatophor zeigt eine ganz besondere Form. Er ist tief kelchförmig ausgehöhlt; jedoch sind die oberen Theile, der obere Rand, tief eingeschnitten, achtlappig. Die Einschnitte entsprechen den Flügeln, so dass sich in jedem Flügel zwei Streifen befinden. Die Einschnitte zwischen den einzelnen Flügeln sind dazu gewöhnlich noch etwas tiefer als diejenigen zwischen den beiden Lappen eines Flügels. Diese charakteristische Form des Chromatophors hat zur Folge, dass das sich bewegende Individuum schwach gestreift erscheint. Die Chromoplastenform ist sehr leicht zu erkennen, wenn man die Zellen zwischen Deckglas und Objectträger beobachtet, während sie mit Methylenblau getödtet werden. Dabei zerfällt und zerfliesst das Protoplasma sehr rasch, und es bleibt der gelappte Chloroplast in seiner bezeichneten Gestalt zurück. Aehnliche Bilder erhält man auch bei Anwendung von Corallin, Gentianaviolett, Pikrinanilinblau u. a. m. Nie war es mir möglich, auch nur eine Spur von Membranfärbung zu erhalten; dagegen tritt bei Anwendung obiger Tinctionsmittel sofort eine schöne Kernfärbung auf, besonders bei Behandlung mit Methylenblau. Die Körner der Stromastärke liegen im ganzen Körper unregelmässig zerstreut. Im unteren geschlossenen Theil des Chromatophors befindet sich ein grosses Pyrenoid, welches von einer Stärkehülle umgeben ist. Die Form des Pyrenoides ist oval. Im vorderen ausgehöhlten Theil des Chloroplasten liegt der grosse, runde Zellkern mit Nucleolus. Der Augenfleck liegt auf der Aussenseite des Chromatophors in der Nähe des Pyrenoides; er hat die Form eines kurzen Stäbchens, dessen Enden stumpf zugespitzt sind. Die Längsrichtung des Stigmas ist mit derjenigen des Körpers nicht parallel, sondern bildet einen spitzen Winkel mit derselben. Das Stigma ist oft sehr schwer zu erkennen. Die Individuen bewegen

sich in der Richtung ihrer Längsachse, wobei sich der Körper in beständiger Rotation um diese Achse befindet.

Während der Bewegung sowohl, als in der Ruhe konnte ich an diesen Organismen Formveränderungen wahrnehmen. Ich beobachtete, dass die Flügel langsam eingezogen wurden, so dass der Körper rein kegelförmig erschien. Nach einiger Zeit traten die Ausbuchtungen wieder auf. In einigen Fällen bemerkte ich, dass die Ausstülpung der Flügel nicht am Vorderende, sondern in der Mitte des Individuums die grösste Ausdehnung erhielt und so ein Chloraster-ähnliches Bild ergab (Taf. V, Fig. 49*a*). — In dem Moment, in welchem die Flügel eingezogen wurden, erinnerte die Form an *Polyblepharis singularis* Dang. Diese Metabolie scheint auch schon Dangeard beobachtet zu haben: „cette forme normale peut se trouver altérée" und ebenso: „cette espèce, à ce moment ne présentait point les quatres ailes caractéristiques" [1]).

Die Vermehrung geschieht durch Längstheilung, doch ist dieser Vorgang nicht derselbe wie bei den Chlamydomonaden, sondern erinnert sehr an denjenigen bei den Euglenen. Die Theilung kann sowohl an ruhenden als auch an beweglichen Individuen vor sich gehen; letzteres ist sogar das Gewöhnlichere.

Die Theilung beginnt am hinteren Ende; es tritt zuerst eine Spaltung des Chromatophors auf; zugleich erkennt man an jedem Theilstück einen Augenfleck. Ob sich der ursprüngliche theilt, oder der eine davon neu entsteht, konnte ich nicht erkennen (Taf. V, Fig. 47—49). Die begonnene Trennung des Chloroplasten setzt sich rasch fort, so dass bald zwei getrennte Theile entstehen, von denen jeder vorn vier Lappen zeigt, während dessen hat sich auch das Pyrenoid getheilt. Hierauf theilt sich der Zellkern. Je eine der primären Vacuolen kommt in ein Tochterindividuum; neben ihr bildet sich dann eine neue. Zuletzt wächst neben jeder Cilie eine neue hervor, deren Austrittstelle aber von derjenigen der primären etwas entfernt liegt. Gleichzeitig mit diesen Vorgängen hat sich die äussere Form etwas verbreitert und ist der Körper durch eine Längsfurche in zwei Hälften getheilt worden. Die Flügel zeigen Einkerbungen längs ihrer Mitte, so dass jede Hälfte beim Vertiefen der Einsenkung

1) Dangeard, Le Botaniste, 1889, p. 138.

nach und nach wieder vier Flügel erhält, die anfangs je einen Chlorophyllstreifen erhalten. Dann trennen sich die beiden Tochterzellen und der Chromatophor entwickelt sich zur normalen Form. Die Theilproducte nehmen die den vegetativen Individuen charakteristische Form an.

Geschlechtliche Vermehrung konnte ich nicht beobachten, auch bemerkte ich keine Veränderungen, welche auf solche schliessen liessen. Dagegen gehen die Individuen ohne einen geschlechtlichen Process oder Copulation in einen Dauerzustand über (Taf. V, Fig. 50). Dabei rundet sich die Form ab und umgiebt sich mit einer Membran, welche kleine Dornen an der äusseren Contur aufweist. Der Inhalt nimmt dunklere Färbung an, doch so, dass eine äussere dunklere Zone mit Pyrenoid und eine hellere innere Zone mit Kern zu erkennen ist. Das Keimen der Cyste konnte ich nicht verfolgen.

Es ist noch die Frage zu untersuchen, ob diese von mir beobachtete Form eine andere Art sei, als die von Dangeard beschriebene. — Die äussere Form und die Theilungsvorgänge stimmen bei beiden überein; verschieden ist nur die Grösse. Dangeard hat Individuen von 13,5 μ Länge und 8 μ Breite untersucht, während die von mir beobachteten bedeutend grösser sind. Ferner giebt Dangeard an, dass eine feine, spiralig gestreifte Membran vorhanden sei, während ich überhaupt keine solche nachweisen kann. Auch der Chromatophor hat nach ihm folgende Beschaffenheit: „La chlorophylle étant particullièrement localisée dans cet ectosarque, on peut considerer ce dernier, si l'on veut, comme chromatophor unique“ [1]). Sollten die Spiralstreifen der Membran auf der Structur des Chromatophors beruhen und die „feine“ Membran mit der Hautschicht des Protoplasmas, dem Periplast, identisch sein, so würden sich die beiden Arten nur noch durch die Grösse unterscheiden. Diese Verschiedenheit wird aber nicht genügen, eine neue Art aufzustellen.

III. Allgemeiner Theil.

Wie ich schon Eingangs betont habe, ist in neuerer Zeit das Studium der Familie der Chlamydomonaden wieder in den

1) l. c., p. 138.

Vordergrund getreten, hauptsächlich als Folge der Arbeiten von Stein, Bütschli und Klebs.

Stein stellte die Volvocineen, trotzdem ihre pflanzliche Natur schon früher von Cohn und Braun nachgewiesen wurde, zu den Flagellaten, da sie ihm durch ihre Bewegungsfähigkeit und innere Organisation mit letzteren so innig verbunden erschienen, dass es ihm nicht möglich war, sie von den Flagellaten zu trennen. Auch Bütschli sieht sich veranlasst, dieselben zu seinen Mastigophoren zu rechnen. Er betont hauptsächlich, dass die Phytomastigoden mit den Flagellaten verwandt seien, weil der Schwerpunkt des Lebens sich in dem beweglichen Zustand concentrire und weil im Verlauf dieser Periode das Wachsthum und die Fortpflanzung stattfinde[1]).

Durch die neuesten Untersuchungen von Klebs[2]) ist jedoch die Forschung in Bezug auf die Entscheidung der systematischen Stellung der Volvocineen auf eine andere Bahn hingelenkt worden. Klebs betont hauptsächlich, dass Volvocineen und Flagellaten in den für die Hauptmasse typischen Charakteren wohl unterschiedene Gruppen vorstellen, zwischen denen aber Uebergangsformen existiren, gerade wie zwischen anderen Gruppen des Protistenreiches. Klebs hält es für bedeutungslos, sich lange darüber zu streiten, ob man die Volvocineen als Thiere oder als Pflanzen bezeichnen soll. Dagegen sei es gerade von besonderer Wichtigkeit, die Uebergangsformen von Volvocineen und Flagellaten zu suchen, da solche bisher mehr vermuthet als nachgewiesen worden sind.

Als eine solche Gruppe von Uebergangsformen zwischen Flagellaten und Algen sind erwähnt: *Pyramidomonas*, *Chloraster*, *Polyblepharis* und *Nephroselmis* und an anderer Stelle *Vacuolaria*, deren Entwickelungsgang aber noch ungenügend bekannt ist.

Es ist besonders *Pyramidomonas tetrarhynchus* Schmarda, welche ich Gelegenheit hatte näher zu studiren, und die ganz nahe verwandte *Polyblepharis singularis* Dang.[3]).

---

1) l. c., p. 804.

2) Klebs, Flagellatenstudien, 1892.

3) Nach Vergleichung der Abbildungen von *Polyblepharis singularis* Dangeard mit meinen Beobachtungen bei Pyramidomonas glaube ich, dass Polybleph. sing. Dang. mit Theilungsstadien von Pyramidomonas identisch sein könnte.

Der langgestreckte Körper von Pyramidomonas ist nur von einer dichteren Plasmaschicht, nicht von einer distincten Plasmamembran, wie bei den Euglenen, umgeben; ebensowenig ist er von einer Zellhaut, wie bei den Chlamydomonaden, umhüllt. Er besitzt eine Art Metabolie, wie die der Euglenen, und zeigt dieselbe Art der Vermehrung durch Längstheilung.

Ein Unterschied besteht aber darin, dass die Theilungsfurche nicht am Vorder-, sondern am Hinterende beginnt. Es ist eine succedane Theilung, indem sich zuerst der Chromatophor zu spalten beginnt, das Pyrenoid sich durchschnürt, und dann die Theilung des Kerns erfolgt. Hierauf tritt die Verdoppelung der Vacuolen, und das Hervortreten der vier neuen Cilien ein, welchem Vorgang erst die vollständige Trennung der beiden Tochterindividuen folgt. — Diese Theilung kann sowohl in Ruhe als in Bewegung erfolgen. Dass bei *Pyramidomonas* die Theilung hinten beginnt und somit eine andere Trennungsfolge der Organe bedingt, ist aber kein durchgreifender Unterschied, da bereits Flagellaten bekannt sind, so z. B. *Scytomonas pusilla,* bei welchem die Theilung vom Hinterende aus beginnt[1]).

Ferner äussert sich die Verwandtschaft von *Pyramidomonas* mit den Flagellaten auch im Encystirungsprocess. Jede Zelle ist fähig unter besonderen Umständen eine Dauerspore zu bilden. Eine geschlechtliche Fortpflanzung ist nicht bekannt.

Wenn man sich nun fragt, mit welchen Flagellaten *Pyramidomonas* am nächsten verwandt sei, so lässt sich bei den heutigen Kenntnissen schwer eine Antwort geben. Denn von dem Typus der grünen Flagellaten, den Euglenen, entfernt sich *Pyramidomonas* ziemlich weit. Die eigenartige Membran der Euglenen, der Mundtrichter, die Anzahl der Cilien, die andere Art der pulsirenden Vacuolen und das Paramylon unterscheiden die Euglenen von *Pyramidomonas* wesentlich.

Wahrscheinlich steht Pyramidomonas näher der *Vacuolaria,* so weit die unvollständige Kenntniss dieser Art ein Urtheil gestattet. —

Unzweifelhafte Verwandtschaft zeigt Pyramidomonas mit den Chlamydomonaden, hauptsächlich in der Structur der Zelle, dem

1) Klebs, Flagellatenstudien, p. 378.

Bau des Chromatophors mit Pyrenoid, der Bildung von Stärke, den pulsirenden Vacuolen und der Zahl der Cilien. Wir werden deshalb Pyramidomonas zu den *Volvocaceae* rechnen. —

Aber Pyramidomonas unterscheidet sich von denselben durch den Mangel einer Membran und durch Längstheilung mittelst allmählicher Einschnürung.

Deshalb ist es passend aus Pyramidomonas und Polyblepharis eine eigene kleine Familie zu machen, genannt *Polyblepharideae.* Sie vermittelt den Uebergang der Chlamydomonaden zu den Flagellaten. —

Innerhalb der eine eigentliche Zellhaut bildenden Chlamydomonaden sind durch meine Untersuchungen noch einige interessante Formen bekannt geworden, welche den gewöhnlichen Chlamydomonadentypus mit den Polyblephariden vermitteln. — Hierher gehört zuerst *Chlamydomonas gigantea.* Der Körper derselben ist oval, hat eine starke Membran, welche allerdings mit dem Protoplast noch in engster Beziehung und Verbindung steht, wie aus den Vorgängen bei Anwendung plasmolysirender Mittel hervorgeht. Die ungeschlechtliche Vermehrung geschieht durch Längstheilung und erinnert daher auffallend an Pyramidomonas und an die Flagellaten. — Ebenso geht auch die Encystirung ohne Sexualprocess vor sich, in dem die zur Ruhe gekommenen Individuen ihre Membran sprengen. Der austretende nackte Inhalt zeigt metabolische Bewegungen und nimmt Kugelform an, worauf sich aus dem Protoplasma eine stachelige Membran ausscheidet. Auch verändert sich der Inhalt, bildet Hämatochrom wie bei echten Zygoten und stellt eine Dauerspore dar. —

Unter den übrigen Chlamydomonasarten mit ausgesprochener sexueller Befruchtung kann man nach der Art der Theilung gewisse Gruppen unterscheiden.

Während man bisher der Art der Theilung wenig Beachtung geschenkt hat, ergiebt sich aus meinen Untersuchungen, dass die einzelnen Arten sich verschieden verhalten. —

Nach der Theilungsart zerfallen die Chlamydomonaden zunächst in zwei Gruppen, in solche mit Längstheilung und in solche mit Quertheilung. Die erste Gruppe schliesst sich an *Pyramidomonas* und an die Flagellaten an. Sie enthält *Chl.*

gigantea, Chl. reticulata, Chl. angulosa u. a. — Die zweite Gruppe zeigt im Allgemeinen die Charaktere der Protococcaceen und Tetrasporeen. Sie besteht aus: *Chl. Reinhardi, Chl. De-Baryana, Chl. parietaria, Chl. pisiformis, Chl. grandis* u. a.

Beide Theilungsmodi haben das gemeinschaftliche, dass es nicht nur mit einer einmaligen Theilung sein Bewenden hat, sondern dass dieselbe fortgesetzt wird. Es entstehen in einer Mutterzelle durch successive Theilung 4 oder 8 und mehr Individuen, während die Flagellaten und Verwandte meistens nur eine einmalige Spaltung in zwei Tochterzellen aufweisen. Im Allgemeinen verläuft die Theilung der Chlamydomonaden relativ schnell, so dass man sie früher als „simultan" bezeichnet hat. Der Unterschied zwischen succedaner und simultaner Theilung ist allerdings nur relativ; denn auch bei Chlamydomonaden werden die einzelnen Organe successiv getheilt. Ich konnte z. B. bei *Chl. angulosa* eine succedane Theilung beobachten, bei der sich zuerst in der Mitte des Körpers ein heller Raum bildete, in welchem sich mit grösster Wahrscheinlichkeit die Kerntheilung vollzog. Ebenso ging in dieser Zeit die Pyrenoidtheilung und die Verdoppelung der anderen Organe vor sich und erst nach diesen Processen erfolgte die vollständige Durchschnürung. Dieser Akt kann ein bis mehrere Stunden in Anspruch nehmen, so dass jedenfalls der Begriff „simultan" sich nur darauf beziehen kann, dass im Allgemeinen nur die Furche gleichzeitig um die ganze Peripherie der Zelle beginnt. Doch fällt auch dies wenigstens theilweise bei *Chl. reticulata* dahin, da bei ihr deutlich der Beginn der Einschnürung am Vorderende wahrgenommen wird, sich aber im Zeitraum von wenigen Minuten über den ganzen Umfang erstreckt. Aehnlich verhält es sich auch bei der Quertheilung von *Chl. Kleinii* Schmidle (Chl. grandis St.). —

Die Theilung bei *Euglenen* und *Pyramidomonas* kann sich sowohl an ruhenden als an sich bewegenden Individuen vollziehen, während bei der grossen Mehrzahl der Chlamydomonaden dieselbe im Ruhestadium eintritt. Doch sowohl bei *Chl. reticulata,* wie auch bei den von Dangeard beobachteten *Chl. Morieri*[1]) und

1) Dangeard, Recherches sur les algues inf., p. 136.

Polytoma uvella[1]) und ebenso bei *Chlorogonium euchlorum*[2]) findet Quer- oder Längstheilung während der Bewegung statt.

Wir erkennen somit an dem Theilungsmodus der Euglenen und verwandten Flagellaten einerseits und denjenigen der Chlamydomonaden andererseits, wechselseitige Beziehungen, welche mithelfen, die ihnen zugedachte Verwandtschaft zu rechtfertigen.

Es verbleibt nun noch eine Zwischengruppe zu besprechen, welche die Verbindung zwischen longitudinaler und transversaler Theilung vermittelt, die somit den Uebergang zwischen den in der Gattung Chlamydomonas vorhandenen zwei Haupttypen bildet. Diese Gruppe enthält die schon erwähnte *Chlamydomonas Braunii* Gor. und die von mir beobachteten *Chl. longistigma* und *Chl. gloeocystiformis*. Bei diesen Arten tritt die Furchung in der Richtung der Längsachse auf. Nach einiger Zeit dreht sich der Protoplast in der Weise, dass die ursprünglich angelegte Längstheilung in Bezug auf die Hauptachse der Mutterzelle als Quertheilung endet.

Wir finden also bei der Gattung Chlamydomonas verschiedene Arten der vegetativen Theilung. Es giebt Species mit reiner Längstheilung, solche mit angelegter Längstheilung, die aber in Quertheilung übergeführt wird, und solche mit reiner Quertheilung.

Die durch Theilung entstandenen Palmellenstadien nehmen oft grosse Dimensionen an, so dass sie an untergetauchten Gegenständen vollständige grüne Ueberzüge bilden können, oder sie bilden grüne Kugeln, wie z. B. Chl. Kleinii[3]). Auch befindet sich die genannte Art nur kurze Zeit freischwärmend und geht bald in Tetraspora ähnliche Gallerte oder Kugeln über, so dass sie die längste Zeit ihres Lebens im Palmellenstadium verbringt. Aehnlich verhält sich *Chl. gloeocystiformis*, doch bleibt diese unter gewissen Lebensbedingungen längere Zeit schwärmend. Diese Arten, besonders letztere, dürfen deshalb auch als Uebergangsglieder zu den Tetraspora-Arten angenommen werden. —

1) Diese Angabe wird auch in einer soeben erschienenen Abhandlung über „Polytomeen" von Francé bestätigt. Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. XXVI, 2, 1894.

2) Klebs, Untersuchungen an d. Tüb. Inst., p. 339.

3) Schmidle, l. c.

Nun möchte ich noch eine Eigenthümlichkeit der Clamydomonaden hervorheben, welche die Beziehung der ungeschlechtlichen Vermehrung zur geschlechtlichen Fortpflanzung betrifft. Bei sämmtlichen von mir beobachteten Arten fand ich, dass stets diejenigen, welche sich vegetativ durch Quertheilung vermehrten, auch nackte Gameten aufwiesen, während diejenigen Arten, welche vollständige oder doch ursprünglich angelegte Längstheilung zeigen, stets mit Membran versehene Gameten besitzen. —

In dem nachfolgenden System habe ich die von mir genauer untersuchten Gattungen und Arten der Chlamydomonaden mit ihren Diagnosen eingestellt, während die übrigen Gattungen nur der Vollständigkeit wegen kurz angedeutet sind, wobei ich mich auf die Angaben von Bütschli, Dangeard, Goroschankin, Klebs und Wille stütze unter Berücksichtigung der Zeichnungen Steins.

Nach Wille nenne ich die ganze Gruppe der hierhergehörigen niederen Wesen „Volvocaceae". Im Allgemeinen umfasst sie die „*Phytomastigoden*" Bütschli's, ausgenommen die Gattungen *Chrysomonas* und *Hymenomonas,* welche von Klebs als *Chromomonadinen* zu den echten Flagellaten aufgenommen werden. —

System der Volvocaceae.

I. Familie: Polyblepharideae.

Einzellige, einzellebende grüne Organismen von cylindrischer bis kegelförmiger Gestalt. Umhüllt von einer Hautschicht. Vier, selten mehr gleich lange Cilien am Vorderende, an deren Basis 1—2 contractile Vacuolen. Augenfleck; einheitlicher Chromatophor entweder gelappt oder muldenförmig mit Pyrenoid und Stärkehülle. Metabolie. Vegetative Vermehrung durch Längstheilung; Cystenbildung ohne Copulation. —

1. *Polyblepharis* Dangeard 1888.

   ***Polyblepharis singularis* Dang.**

2. *Pyramidomonas* Schmarda 1850.

Pyramidomonas Stein.

Körper kegelförmig, Länge bis 40 μ, durch vier Längsfurchen vierrippig, umgeben von einem Periplast; vier überkörperlange Cilien, an deren Basis zwei contractile Vacuolen; Chromatophor kelchförmig, achtlappig, am Grunde das Pyrenoid mit Stärkehülle; Stromastärke. Vermehrung durch succedane Längstheilung; Cystenbildung; Metabolie.

***Pyramidomonas tetrarhynchus* Schmarda.**

3. *Chloraster* Ehrbg. 1848.

Unvollständig bekannt. —

***Chloraster gyrans* Ehrbg.**

4. *Tetratoma* n. g. Bütschli 1887.

Unvollständig bekannt. —

II. Familie: Chlamydomonadeae.

Einzellige, einzellebende grüne Organismen; Körpergestalt meist kugelig, oval bis langgestreckt, spindelförmig; Vorderende mit zwei oder vier Cilien. Einheitlicher, meist muldenförmiger Chromatophor mit ein, selten mehr oder keinem Pyrenoid mit Stärkehülle. Zarte Zellhaut, dem Körper eng anliegend, selten weit abstehend oder dickwandig; 1—2 contractile Vacuolen; ein Augenfleck. Vermehrung durch fortgesetzte Längs- und Quertheilung in Ruhe, selten im frei schwimmenden Zustand. Copulation von Makro- und Mikrogonidien, oder nur von Mikrogonidien zu Zygoten. —

1. *Carteria* Diesing 1868.

Synon.: *Polyselmis* Duj.? *Sporozoidie* Perty. *Cryptoglena* Carter; *Chlamydomonas* Fres., Rostaf., Gorosch.; *Tetraselmis* Stein. *Pythiscus* Dang.

Zeigt im Allgemeinen die Charaktere der folgenden Gattung, besitzt aber vier Geisseln, Körper elliptisch, rund oder herzförmig mit weicher Zellhaut. —

***Carteria multifilis* Fres.**

Chlamydomonas multifilis Fres.

Körper kugelig, Membran deutlich mit flachem Hautwärzchen, vier Cilien, zwei contractile Vacuolen; Augenfleck rund, Chromatophor muldenförmig, Pyrenoid kugelig, Zellkern central. Längstheilung; Gameten mit Membran. —

***Carteria obtusa* species nova.**

Körper cylindrisch abgestumpft, an den Enden verjüngt; Membran derb mit breitem Wärzchen; vier Cilien, zwei contractile Vacuolen; Augenfleck scheibenförmig; Chromatophor becherförmig; Pyrenoid wandständig, vor dem Zellkern; Längstheilung; Gameten mit Membran. —

***Carteria cordiformis* Carter.**

Körper herzförmig, Membran fein, vier Cilien, zwei contractile Vacuolen, Augenfleck gross und rund, Chromatophor tief muldenförmig mit grossem Pyrenoid, Zellkern central; Längstheilung. —

***Carteria Klebsii* Dang.**

Pythiscus Klebsii Dang.

***Carteria minima* Dang.**

2. *Chlamydomonas* Ehrbg. 1830.

Synon.: *Diselmis* Duj.; *Microglena* Ehrbg.; *Glenomorum* Schmarda; *Zygoselmis* Formental.

Körper oval bis kugelig, selten cylindrisch, Membran zart, dem Körper anliegend; zwei Cilien, meistens seitlich von einem Hautwärzchen austretend; Chromatophor einfach, selten netzförmig oder aus Rippen zusammengesetzt; Pyrenoide eins bis mehrere, kugelig, eckig, selten bandförmig; zwei contractile Vacuolen; Augenfleck in der Mitte oder Vorderhälfte des Körpers; Vermehrung durch Längs- und Quertheilung, gewöhnlich in Ruhe; durch Copulation von Planogameten entstehen rothgelbe Zygoten. —

A. Mit Längstheilung; Gameten mit Membran.

***Chlamydomonas gigantea* species nova.**

Körper elliptisch, Membran zart. Hautwärzchen halbrund, zwei Cilien, zwei contractile Vacuolen, Stigma discusförmig;

5—8 unregelmässig vertheilte Pyrenoide; Vermehrung durch Längstheilung; Cystenbildung ohne Copulation. —

Chlamydomonas reticulata **Gorosch.**

Körper oval; Chromatophor netzförmig ohne Pyrenoid; Hautwärzchen eckig, zwei Cilien von Körperlänge, zwei contractile Vacuolen; Längstheilung; Gameten mit Membran; Zygotenmembran einfach, Rand punktirt. —

Chlamydomonas angulosa **species nova.**

Körper oval, Membran fein, anliegend, Hautwärzchen breit, zwei Cilien, zwei contractile Vacuolen; Augenfleck stäbchenförmig; Chromatophor muldenförmig; zwei eckige Pyrenoide. Vermehrung durch Längstheilung. —

Chlamydomonas Ehrenbergi **Gorosch.**

Chl. pulvisculus Ehrbg. *Diselmis* Duj.? *Chl. Morierie* Dang.?

B. Längstheilung nur angelegt, vollendet als Quertheilung. Gameten mit Membran.

Chlamydomonas longistigma **species nova.**

Körper cylindrisch, Membran eng anliegend, Hautwärzchen breit, zwei feine körperlange Cilien, zwei contractile Vacuolen, Chromatophor tief muldenförmig, zwei Pyrenoide, wandständig neben dem centralen Zellkern, Stigma sehr lang und schmal; Längs-Quertheilung; Gameten mit Membran. Zygote rothgelb mit einfacher Membran. —

Chlamydomonas gloeocystiformis **species nova.**

Körper spitz-oval, Membran dick gallertartig mit kleinem Wärzchen, zwei lange Cilien, zwei contractile Vacuolen; Chromatophor muldenförmig, Pyrenoid gross, hinter dem Zellkern, Stigma rund; Längstheilung mit Drehung der Ebene in Quertheilung. Palmellenstadium gloeocystenähnlich. —

Chlamydomonas Braunii **Gorosch.**

Chl. monadina St. *Microglena monadina* Ehrbg.

C. Mit Quertheilung und nackten Gameten.

Chlamydomonas Reinhardi **Dang.**

Körper rundlich, Membran fein ohne Hautwärzchen, zwei Cilien von mehr als Körperlänge, zwei contractile Vacuolen,

ein rundes Pyrenoid, Stigma scheibenförmig im vorderen Dritttheil des Körpers, Quertheilung; Gameten nackt, Zygotenmembran einfach. —

Chlamydomonas De-Baryana **Gorosch.**

Körper rund bis oval, Membran fein mit grossem halbsphäroidalem Hautwärzchen, zwei Cilien von Körperlänge, zwei contractile Vacuolen, Augenfleck scheibenförmig; Chromatophor gross, ein Pyrenoid, gross, Querstreifen zeigend, Zellkern central; Quertheilung; Gameten nackt.

Chlamydomonas parietaria **species nova.**

Körper oval, Membran fein mit spitzem Hautwärzchen, zwei Cilien über Körperlänge, zwei contractile Vacuolen; Chromatophor muldenförmig mit wandständigem Pyrenoid; Stigma rundlich; Quertheilung, Gameten nackt; Zygotenmembran einfach.

Chlamydomonas grandis **Stein.**

Chl. Kleinii Schmidle.

Körper gross cylindrisch, Membran fein ohne Wärzchen, zwei Cilien, zwei contractile Vacuolen, Stigma stäbchenförmig; Chromatophor aus 15—20 Streifen an den Enden verwachsen; zwei Pyrenoide in der Längsachse dazwischen der Zellkern. Quertheilung; Gameten nackt, cylindrisch.

Chlamydomonas stellata **species nova.**

Körper elliptisch, Membran fein ohne Wärzchen, vorn etwas verdickt, zwei feine Cilien, zwei contractile Vacuolen, Stigma elliptisch; Chromatophor aus Lamellen sternförmig zusammengesetzt; ein Pyrenoid central, Zellkern vor dem Pyrenoid; Quertheilung. —

Chlamydomonas Steinii **Gorosch.**

Chl. communis Perty?
Chl. obtusa A. Br.?
Chl. grandis Stein?

Chlamydomonas Kuteinikowy **Gorosch.**

Chlamydomonas Perty **Gorosch.**

Chl. globulosa Perty?

ungenügend bekannt und darum eine Einreihung in obige
ngen unmöglich, führe ich noch an:

Chl. halophila Enz. (Francé).
Chl. metastigma Stein.
Chl. tingens A. Br.
Chl. operculata Stein.
Chl. rostrata Cienk.
Chl. tumida? Schneider.
Chl. radiosa? Schneider.

3. *Polytoma* Ehrbg. 1838.

Monas O. F. Müller; *Chlamy*[illegible]*as* Cohn; *Glenopolytoma* Diesing.
Polytoma uvella E[illegible]

4. *Chlorogoniu*[illegible]

Chlorog[illegible]

5. *Chlorangium* [illegible]378.
6. *Sphaerella* Sommerf.

III. Familie: Phacoteae.

1. *Pteromonas* Seligo.
2. *Coccomonas* Stein.
3. *Phacotus* Perty.

IV. Familie: Volvoceae.

1. *Spondylomorum* Ehrbg.
2. *Gonium* Müll.
3. *Stephanosphaera* Cohn.
4. *Pandorina* Bory.
5. *Eudorina* Ehrbg.
6. *Volvox* L.

Erklärung der Abbildungen.

Die meisten Figuren sind Skizzen aus freier Hand; wo nichts anderes angegeben ist, wurde Ocular III und System 7 Leitz angewendet. In Bezug auf die schon bekannten Arten stütze ich mich auf die Abbildungen von Goroschankin.

Tafel V.

Chlamydomonas longistigma nov. spec.

Fig. 1. Vegetatives Individuum.

Fig. 2. Ebenso in der Seitenansicht.

Fig. 3. Beginn der Längstheilung. Abends 8 Uhr 40 Min.

Fig. 4. Drehung des Protoplasts; die Theilungsebene bildet einen Winkel mit ihrer primären Lage. Abends 8 Uhr 50 Min.

Fig. 5. Theilung fast vollständig in Quertheilung übergeführt. Abends 9 Uhr 30 Min.

Fig. 6. Beginn der Viertheilung. Abends 11 Uhr.

Fig. 7. Gameten, Copulation.

Fig. 8. Reife Zygote.

Chlamydomonas parietaria nov. spec.

Fig. 9. Vegetatives Individuum.

Fig. 10. Insertion der Cilien und Lage der Vacuolen ($^1/_{16}$ Oelimmersion Leitz).

Fig. 11. Gameten in Copulation.

Fig. 12. Keimende Zygote, nach dem Absprengen der Membrán treten Zacken an der Contur auf.

Chlamydomonas pisiformis nov. spec.

Fig. 13. Vegetatives Individuum in Seitenlage.

Fig. 14. Dasselbe in Rückenlage.

Fig. 15. Beginn der Quertheilung. Abends 10 Uhr 10 Min.

Fig. 16. Durchschnürung vollendet. Abends 10 Uhr 40 Min.

Fig. 17. Tochterzellen, noch ohne Cilien. Nachts 1 Uhr.

Fig. 18 u. 19. Gameten in Copulation.

Chlamydomonas grandis Stein.

Fig. 20. Protoplasmaschnäbelchen, ohne Hautwärzchen; Insertion der Cilien (Leitz Obj. $^1/_{16}$ Oelimmersion); etwas schematisirt.

Chlamydomonas angulosa nov. spec.

Fig. 21. Vegetatives Individuum.

Fig. 22. Ebenso, kurz vor der Theilung.

Fig. 23. Längstheilung.

Fig. 24. Viertheilung, Anordnung der Tochterzelle in der Mutterzelle.

Fig. 25. Pyrenoidwucherung in Nährsalzlösungen.

[illegible]ll, Die Gattung Chlamydomonas und ihre nächsten Verwandten.

Chlamydomonas gigantea nov. spec.

Fig. [illegible]a. Ungeschlechtliches Individuum.

Fig. [illegible]. Plasmolysirtes Exemplar.

Fig. [illegible]. Beginn der Cystenbildung. Mittags 11 Uhr 20 Min.

Fig. [illegible]. Beginn der Zackenbildung.

Fig. 29. Fortgeschrittenes Stadium der Zackenbildung; es beginnt sich eine innere Membran zu bilden. Mittags 12 Uhr 30 Min.

Fig. 30. Fertige Cyste im Durchschnitt. Nachm. 3 Uhr 30 Min.

Chlamydomonas stellata nov. spec.

Fig. 31 u. 32. Vegetatives Individuum bei tieferer und höherer Einstellung.

Fig. 33. Querschnitt, Bau de[illegible]phors (etwas schematisch).

Fig. 35. Beginn der Querthe[illegible]ich).

Fig. 36. Gameten.

Chlamydomonas gloeocystiformis nov. spec.

Fig. 37. Vegetative Individuen.

Fig. 38. Palmellenstadium; Individuum in drei Membranen eingeschachtelt.

Carteria obtusa nov. spec.

Fig. 39 u. 40. Vegetative Individuen.

Fig. 41. Gameten in Copulation.

Carteria cordiformis (Carter).

Fig. 42. Vegetatives Individuum von der Breitseite, herzförmig.

Fig. 43. Dasselbe von der Seite aus, elliptisch.

Fig. 44. Beginn der Längstheilung.

Pyramidomonas tetrarhynchus Schm.

Fig. 45. Vegetatives Individuum mit vier Flügeln.

Fig. 46. Scheitelansicht und Anordnung der Cilien.

Fig. 47. Beginn der Theilung. Chromatophor, Augenfleck und Pyrenoid getheilt. *a* Seitenansicht. *b* von unten.

Fig. 48. Vorgerücktes Stadium. *a* von der Seite. *b* von vorn oder oben.

Fig. 49. Letztes Stadium, Verdoppelung der Cilien. *a* von der Seite. *b* von vorn (I = alte, II = junge Cilien).

Fig. 50. Cyste.

Carteria multifilis Fres.

Fig. 51. Insertion der Cilien und Hautwärzchen (Oc. III und Obj. $^1/_{16}$ Oelimmersion).

Abhandlungen über Flechten.

Von

J. Reinke in Kiel.

IV.

Skizzen zu einer vergleichenden Morphologie des Flechtenthallus.

(Schluss.)

Parmeliaceen. Verrucariaceen.

Mit 113 Zinkätzungen.

D. Parmeliaceen.

Tuckerman definirt seine grosse Tribus der Parmeliaceen mit den Worten: Apothecien rundlich, offen, von einem Thallusgehäuse eingefasst — und er rechnet dahin die Mehrzahl der Strauch- und Laubflechten, sämmtliche Gallertflechten sowie einen grossen Theil der Krustenflechten. Als gemeinsames, entscheidendes Differenzmerkmal wird das schüsselförmige, lecanorine oder parmeline Apothecium hingestellt, allein die Geltung dieses Merkmals schränkt sich schon dadurch auf eine typische, d. h. nur die Mehrzahl der Formen umfassende aber Ausnahmen zulassende Bedeutung ein, dass eine Reihe hierher gehöriger Flechten thatsächlich lecideine Früchte besitzt, ihr Gehäuse also der Gonidien entbehrt; dennoch hält Tuckerman ihre Zugehörigkeit zu den übrigen Parmeliaceen für so zweifellos, dass er sie dieser Tribus zugesellt — z. B. seine Familie der Umbilicarieen. Noch andere Flechten, die Tuckerman zu dieser Tribus rechnet, besitzen krugförmige Früchte und müssten danach eigentlich zu den Verrucariaceen gestellt werden.

Indem ich vorläufig Verzicht leiste auf eine Discussion darüber, inwiefern Tuckerman's Parmeliaceen als eine natürliche Ordnung angesehen werden können oder nicht, will ich bloss noch einmal hervorheben, dass das lecanorine Gehäuse des Apotheci as nicht nur ein systematisches Merkmal von Bedeutung ist, sondern dass es auch ein Charakter ist, den erst die Flechten als solche, d. h. als Consortien, erwerben konnten, der bei echten Pilzen nicht vorkommen kann. Daraus folgt aber, dass die Parmeliaceen keine Ordnung sind, die die zugehörigen phylogenetischen Wurzeln mit umfasst; und es wird ohne Weiteres zugestanden werden müsser r das lecideine Apothecium als eine Pilzfrucht zu g mag, dass die lecanorine Flechtenfrucht aus r hervorgegangen sein muss, die lecidein gebaut Gonidien in ihrem Gehäuse enthielt.

Schon aus n die Parmeliaceen als eine Fortbildung der Lecide en werden, doch nicht etwa in dem Sinne, dass ine an sich unentwickeltere Flechtengruppe wären, höchst organisirten Lecideaceen unter den unvollkomm aceeen stünden, sondern die Letzteren umfassen e bstständiger Entwickelungsreihen, die ebenso wie die n entwickelten Lecideaceen von niederen Lecideaceentypen ihren Ausgang nahmen. Schon unter diesem Gesichtspunkte wird es also unmöglich, die Parmeliaceen als eine natürliche Ordnung aufzufassen, ich werde darum versuchen, die in denselben enthaltenen Gruppen natürlicher Verwandtschaft zu sondern, wobei ich in der Mehrzahl der Fälle mich mit Tuckerman selbst im Einverständniss befinden dürfte. In manchen Fällen haften an den von mir unterschiedenen Verwandtschaftsreihen allerdings Zweifel; um diese endgültig zu beseitigen, bedarf es der Vergleichung einer grösseren Artenzahl, als mir zu Gebote stand, insbesondere auch eines eingehenderen Studiums über den Bau der Frucht in denjenigen Pilzgruppen, von denen die Flechten sich abgezweigt haben. Es können diese Zusammenstellungen daher nur beanspruchen, als Anregung in der angedeuteten Richtung gewürdigt zu werden.

a) Urceolarieen.

Gerade bei dieser im Sinne Tuckerman's abgegrenzten Flechtengruppe, deren Thallus sich kaum über die unvollkommenste Krustenform erhebt, walten erhebliche Zweifel ob über den Grad der Verwandtschaft der Gattungen unter einander sowie über ihren Anschluss an die übrigen Parmeliaceen. Die hierher gezogenen Flechten werden daher auch von anderen Systematikern sehr verschieden gruppirt, worauf aber nicht näher eingegangen werden kann. Die von Tuckerman zu den Urceolarieen gerechneten Genera und ihre unzweifelhaften Verwandten dürften aber doch in phylogenetischen Beziehungen zu einander stehen. Typisch sind für dieselben Chroolepus-Gonidien, wie wir sie bereits bei Gyalecta und Coenogonium, welche in der vorigen Abhandlung unter den Lecideaceen besprochen wurden, kennen gelernt haben. Gyalecta und Coenogonium gehören sicher in diesen Verwandtschaftskreis, ausserdem die Gattungen Conotrema, Gyrostomum, Thelotrema, Belonia, Polystroma und Urceolaria; in Bezug auf letztere giebt Bornet zwar Protococcus-Gonidien an, ich fand aber in einem Exemplare von Urceolaria scruposa Gonidien, in Bezug auf die es mir zweifelhaft blieb, ob sie nicht mit denen von Thelotrema übereinstimmten. Danach möchten bei Urceolaria beide Formen von Gonidien vorkommen, doch ist diese Frage weiter zu untersuchen.

Natürlich können die Gonidien allein nicht zur Definirung eines Verwandtschaftskreises benutzt werden, das zeigt bereits das Beispiel der Graphidaceen, wo die Chroolepus-Gonidien gleichfalls typisch sind, aber doch nicht ausschliesslich vorkommen. Aber immer beweist eine in einer Flechtengruppe typisch auftretende Gonidienform, dass die betreffenden Flechtenpilze eine Neigung besitzen, gerade mit diesen Algen unter Zurücksetzung anderer Consortien zu bilden, darin spricht sich eine inhärente Eigenschaft aus, die auf einen phylogenetischen Zusammenhang hindeutet.

Meines Erachtens haben wir in Coenogonium einen der unvollkommensten Typen der Urceolarieen zu erblicken; die habituelle Abweichung von dem Krustenthallus der übrigen kann nicht als Argument gegen die Verwandtschaft geltend gemacht werden.

Allein die Uebereinstimmung im Bau der Frucht zwischen Coenogonium und Gyalecta wird durchweg erkannt, und bei letzterem Genus haben wir Arten mit lecideinem und mit lecanorinem Fruchtgehäuse — folglich den Uebergang von einer lecideinen Flechtenform zum Parmeliaceentypus.

Wenn wir somit Gyalecta wohl als Ausgangspunkt der Urceolarieen zu betrachten haben, so wird es für diese ganze Familie von Bedeutung sein, festzustellen, ob Gyalecta seinen phylogenetischen Anschluss an die Pilze bei den Stictideen oder bei den

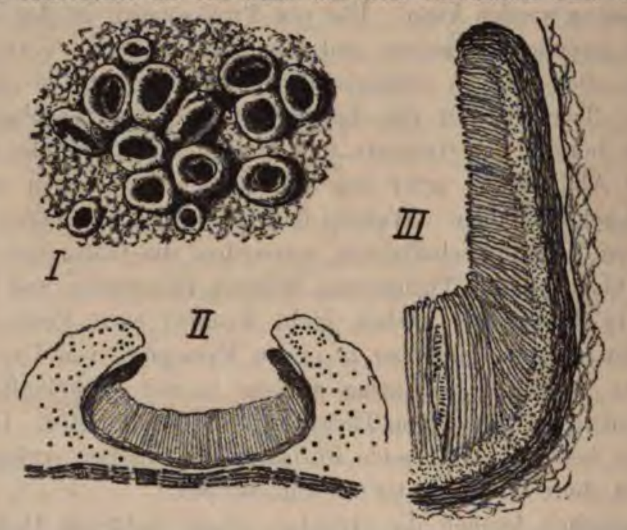


Fig 83. Thelotrema lepadinum. *I* Habitus $\left(\frac{8}{1}\right)$. *II* Durchschnitt der ganzen Frucht $\left(\frac{40}{1}\right)$. *III* Durchschnitt des Gehäuses $\left(\frac{170}{1}\right)$.

Patellariaceen besitzt, und sollte, was ich glauben möchte, das Erstere der Fall sein, so würde dadurch die Abgrenzung der Urceolarieen an Schärfe gewinnen.

Wie schon hervorgehoben, sind alle zu dieser Familie gehörigen Formen Krustenflechten mit sehr einfach gebautem Thallus; nur das Genus Polystroma erhebt sich zu einer unvollkommenen Strauchform.

1. *Thelotrema.*

Der Thallus von Thelotrema lepadinum bildet auf Rinden dünne, homogene Krusten mit Chroolepus-Gonidien. Die mehr

weniger dicht beisammen stehenden Früchte besitzen eine urnenförmige Gestalt, das weit über die Hymenialscheibe hervorgehobene Gehäuse wird von einem Thallusgehäuse umwallt. In Fig. 83, *I* ist ein Habitusbild dargestellt, in *II* der Durchschnitt einer Frucht, in *III* bei stärkerer Vergrösserung der Durchschnitt des Gehäuses. Dasselbe besteht in dem emporragenden Rande aus drei Schichten, einer äusseren Faserschicht, der darunter liegenden, mehr pseudoparenchymatischen Hypothecial-Schicht und zuletzt einer paraphysenartig stehenden Schicht kurzer Fäden, die morphologisch dem Hymenium entspricht. Das Thallusgehäuse ist ziemlich homöomer. Die Sporen sind vieltheilig, hell gefärbt.

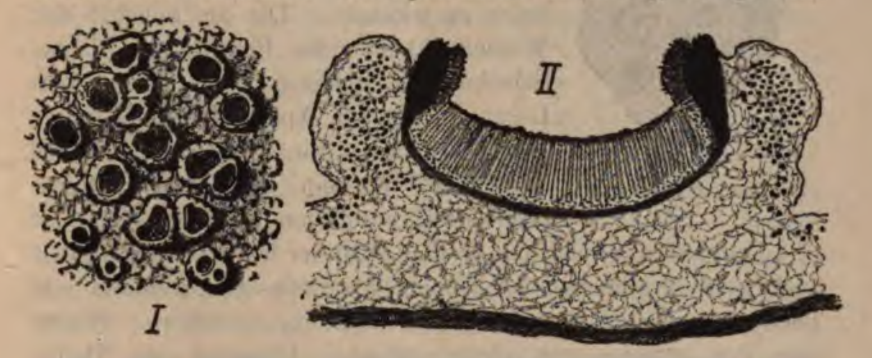


Fig. 84. Urceolaria scruposa. *I* Habitus $\left(\frac{3}{1}\right)$. *II* Durchschnitt $\left(\frac{50}{1}\right)$.

Unter den mit Thelotrema näher verwandten Flechten unterscheidet sich Gyrostomum scyphuliferum durch ein verkohltes und daher ziemlich homogen erscheinendes Gehäuse, das auch von einem Thallusgehäuse eingeschlossen ist; Conotrema urceolatum besitzt gleichfalls ein verkohltes Gehäuse, das Thallusgehäuse ist rudimentär, darum wurde die Flechte von Nylander zu Lecidea gezogen. Bei Polystroma endlich ist ein unvollkommen strauchiger Thallus vorhanden, dem Thelotrema-Früchte ansitzen.

2. *Urceolaria.*

In Fig. 84 ist die felsenbewohnende Urceolaria scruposa gezeichnet, sie hat grosse Aehnlichkeit mit Thelotrema lepadinum und unterscheidet sich von dieser Flechte hauptsächlich durch die dunkle Färbung der gleichfalls vielfächerigen Sporen, sowie

durch die Verkohlung der äusseren Schicht des Gehäuses. Der Thallus ist auch etwas dicker, er zeigt eine Differenzirung in Gonidienzone, Rinde und Mark. Fig. 84, *I* ist ein Habitusbild, *II* ein Durchschnitt der Frucht.

Recht abweichend von dieser Art erscheint die gleichfalls auf Felsen wachsende Urceolaria ocellata (Fig. 85). Der Thallus ist warzig gefeldert, Gonidien finden sich nur unter der Oberfläche der Warzen, von einer unvollkommenen Rinde bedeckt, ähnlich wie bei der später zu besprechenden Lecanora ventosa. Darin giebt sich eine Anpassung der Thallusform an die Assimilation zu erkennen. Die am Scheitel der Warzen entstehenden Früchte sind flache Scheiben und gleichen mehr denen einer Lecanora, als den Apothecien von Urceolaria scruposa. Ein Gehäuse ist kaum entwickelt, nur ein ziemlich mächtiges, farbloses Hypothecium ist vorhanden.



Fig. 85.
Urceolaria ocellata $\left(\frac{1}{1}\right)$.

Durch das abweichende Verhalten dieser letzteren Art werden auch wohl verschiedene Lichenologen veranlasst, Urceolaria von Thelotrema weiter abzurücken und Lecanora zu nähern. Wollte man den gemeinsamen phylogenetischen Ursprung von Thelotrema und Urceolaria bestreiten, so würde man, einer Andeutung von Th. Fries folgend (vergl. Lichen. scand. I, S. 302), Urceolaria von der Lecideen-Gattung Rhizocarpon ableiten müssen, der sie durch die Beschaffenheit ihrer Sporen sich nähert; Rhizocarpon ist aber wieder durch Catocarpus mit Buellia verbunden. Ich bin indessen der Meinung, dass in der übereinstimmenden Sporenbildung in diesem Falle weit eher eine Analogie als eine Homologie zu erblicken ist, und dass die nächsten Verwandten von Urceolaria scruposa doch richtiger in den mit schwarzem excipulum ausgerüsteten Arten von Gyalecta zu suchen sind, während Thelotrema von einer anderen Artengruppe von Gyalecta sich abzweigte. Dagegen scheint es mir nahe zu liegen, Urceolaria ocellata zu einer eigenen Gattung zu erheben, die sich dann allerdings wohl am besten an Lecanora angliedern liesse und sich zu diesem Genus verhalten würde, wie Rhizocarpon zu Lecidea.

b) Pertusarieen.

Auch die Familie der Pertusarieen wird von den verschiedenen Autoren verschieden umgrenzt. Tuckerman rechnet dahin nur das eine Genus Pertusaria, doch umfasst dasselbe die durch zweizellige Sporen ausgezeichnete Gattung Varicellaria. Ich bin der Meinung, dass die grossen, in Einzahl einen Ascus erfüllenden Sporen mit den zahlreichen Keimschläuchen sich phylogenetisch nur einmal gebildet haben[1]), und wenn diese Annahme richtig ist, so müssen auch Ochrolechia und die bereits bei den Lecideen behandelte Gattung Megalospora (vergl. diese Jahrb. XXVIII, S. 93) zu den Pertusarieen gerechnet werden. Megalospora würde dann die unterste Stufe in der morphologischen Scala der Familie bilden.

Aber diese merkwürdigen grossen Sporen haben schon innerhalb der Gattung Pertusaria erheblich variirt. Finden sie sich bei Pertusaria bryontha, dactylina u. a. in Einzahl, bei Pertusaria communis einzeln oder zu zweien, so kommen sie bei Pertusaria leioplaca zu vieren oder zu acht vor, Pertusaria Wulfeni, oculata, protuberans u. a. besitzen regelmässig acht Sporen im Schlauch. Bei Varicellaria sind die Sporen gross, einzeln, aber zweizellig; und da somit eine unzweifelhafte Pertusariee auch getheilte Sporen haben kann, erscheint es mir ganz richtig, dass Th. Fries die rindenbewohnende Phlyctis agelaea mit zwei-, seltener drei- bis viersporigen Schläuchen und mauerförmig vielzelligen Sporen zu dieser Familie stellt.

3. *Pertusaria.*

Als erstes Beispiel dieser vielgestaltigen Gattung führe ich die über Moospolstern in Gebirgen wachsende P. bryontha an (Fig. 86). Der Thallus ist spinnwebig-krustig und überzieht mehr weniger zusammenhängend das Substrat, die Früchte sind einfache, ausgesprochen lecanorine Schüsseln. Die Gonidien werden von einer lockeren Rinde bedeckt.

---

1) Auch bei Alectoria kommen „sporae majusculae binae v. quaternae" vor. Mir ist nicht bekannt, ob die Keimung derselben untersucht wurde. Phylogenetisch stehen Pertusaria und Alectoria einander gewiss sehr fern.

Während die vorige Art durch ihre einsporigen Schläuche unmittelbar an Megalospora sich anschliesst, besitzt die in Fig. 87 dargestellte P. protuberans den lecideinen Bau des Apotheciums

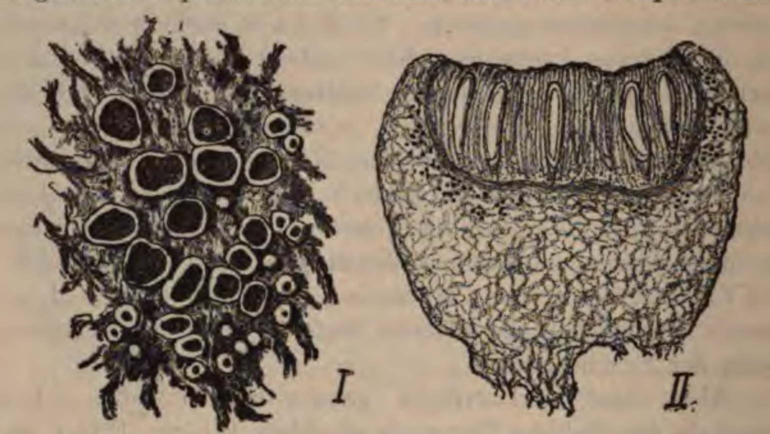


Fig. 86. Pertusaria bryontha.
I Habitus $\left(\frac{3}{1}\right)$. *II* Durchschnitt der Frucht $\left(\frac{60}{1}\right)$.

dieser letzteren Gattung, dabei aber acht kleine Sporen im Schlauch. Giebt man zu, dass die Pertusarieen aus einer Megalospora-artigen Flechte sich entwickelt haben, so würde P. bryontha durch Bildung des lecanorinen Gehäuses, P. protuberans durch Zertheilung der grossen Spore von der Stammform abweichen, beide somit divergirende Entwickelungsrichtung



Fig. 87. Pertusaria protuberans.
I Habitus $\left(\frac{6}{1}\right)$. *II* Durchschnitt der Frucht $\left(\frac{40}{1}\right)$.

eingeschlagen haben. Der Thallus von P. protuberans ist ausserdem hypophlöodisch, es zeigt sich das sowohl auf dem Durchschnitt (Fig. 87, *II*) wie im Habitusbilde (*I*), aus dem sich er-

giebt, dass die Apothecien unter den äusseren Schichten des Periderma angelegt wurden und diese durchbrachen, der unregelmässige helle Rand der Früchte ist von Peridermafetzen gebildet.

Als drittes Beispiel sei P. communis erwähnt (Fig. 88). Der Thallus bildet auf Baumrinde mehr weniger kreisförmig abgegrenzte Krusten. Den älteren Theilen dieser Kruste entspringen dicht stehende Thalluswarzen, denen die Apothecien in wechselnder Anzahl eingesenkt sind (*I*). Der Durchschnitt zeigt (*II*), dass das Thallusgewebe aus einem lockeren Mark und einer peripherischen Gonidienzone besteht, die ihrerseits wieder von einer ziemlich dicht gewebten Rinde bedeckt wird. Die Apothecien besitzen wie diejenigen von P. bryontha und protuberans



Fig. 88. Pertusaria communis.
I Habitus der Thalluswarzen $\left(\frac{3}{1}\right)$. *II* Durchschnitt $\left(\frac{30}{1}\right)$.

von eigenem Gehäuse nur ein wenig entwickeltes Hypothecium, dafür ist das Thallusgehäuse um so mächtiger und überwölbt die Ränder der Scheibe, so dass letztere punktförmig eingeengt wird. Das reife Apothecium von P. communis erinnert daher an die Jugendstadien anderer lecanoriner Apothecien, z. B. desjenigen von P. bryontha, ja sogar an die Früchte der Verrucariaceen. Es wird aber durch P. communis auch bewiesen, dass die Eintheilung der Flechten lediglich nach der äusseren Gestalt der Frucht eine künstliche sein würde, und dass unzweifelhaft angiocarpe Fruchtformen aus gymnocarpen hervorgehen können; denn die Typen von P. bryontha und communis werden durch Uebergänge miteinander verknüpft, z. B. P. panyrga.

Nach Krabbe, dem wir die Entwickelungsgeschichte der Frucht von P. communis verdanken, kommt die Vielheit der Apothecien innerhalb einer Thalluswarze durch Verzweigung und Scheidewandbildung einer ursprünglich einheitlichen Anlage zu Stande.

Bei einigen anderen Arten von Pertusaria treibt die Thalluskruste Lithothamnion-artig verlängerte Papillen; bei P. dactylina sind dieselben aufrecht fingerförmig, einfach und tragen in den Spitzen die Früchte eingesenkt, bei P. oculata sind die Papillen sogar verzweigt und tragen zwischen sich die lecanorinen Früchte.

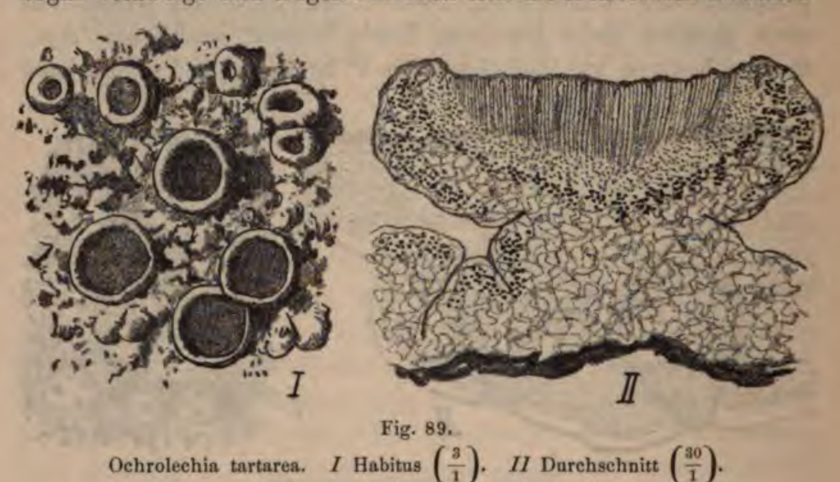


Fig. 89.
Ochrolechia tartarea. *I* Habitus $\left(\frac{3}{1}\right)$. *II* Durchschnitt $\left(\frac{30}{1}\right)$.

4. *Ochrolechia.*

Diese Gattung stimmt durch ihre grossen Sporen mit Pertusaria überein. Bei O. geminipara liegen deren sogar nur zwei in einem Schlauche, die übrigen Arten sind achtsporig. In Fig. 89 ist die an Steinen und Rinde wachsende Ochrolechia tartarea mit dicker, warziger Thalluskruste und lecanorinen Früchten gezeichnet.

c) *Parmelieen.*

Als Parmelieen will ich alle diejenigen Parmeliaceen im Sinne Tuckerman's zusammenfassen, die sich um die Gattungen Lecanora, Parmelia und Usnea gruppiren; ich glaube

mit dieser Andeutung hinreichend verständlich zu sein. Meines Erachtens stehen diese Flechten in engem Verwandtschaftsverhältniss zu einander, sie sind charakterisirt durch Protococcus-Gonidien und durch das typische Vorhandensein von einzelligen, farblosen Sporen, die zu acht im Schlauch gebildet werden — womit nicht ausgeschlossen ist, dass Abweichungen in der Ausbildung der Sporen vorkommen, dass vereinzelte Parmelieen auch mehrzellige und selbst mauerförmig getheilte Sporen besitzen. Dagegen ist die Steigerung in der Entwickelung des Thallus von den krustenförmigen Lecanoren bis zu den blattartigen Parmelien und den strauchförmigen Usneen hinauf das Ergebniss einer progressiven Anpassung, wie wir sie schon bei den Caliciaceen, den Graphidaceen und besonders den Lecideaceen kennen gelernt haben, und wie sie sich schon in der einen Gattung Cladonia ausgeprägt findet.

Ein genereller, bemerkenswerther Unterschied im Gange der Differenzirung des Parmelieen-Thallus von derjenigen des Lecideaceen-Thallus liegt hauptsächlich darin, dass der Letztere, sofern er strauchartig wird, eine Podetium-Bildung darstellt, d. h. dass er sich durch Fortbildung aus dem Fusse des Apotheciums entwickelt hat; während eine solche Homologie bei den strauchartigen Parmelieen nicht existirt oder doch nur in unvollkommenen Anfängen vorkommt. Bei den Parmelieen sind die flachen, laubblattartigen Thalli vorwiegend, wie sie unter den Lecideaceen uns bei Psora und Cladonia miniata entgegengetreten sind; Gebilde, die ihre Homologie mit der Thalluskruste von Lecidea und Biatora u. s. w. durch alle Uebergänge zu erkennen geben. Wenn es aber zur Bildung von Strauchformen kommt, wie bei Usnea, Alectoria u. s. w., so sind auch diese Strauch- oder Binsenformen homolog den Abschnitten des laubartigen Thallus von Parmelia, nicht aber dem Stiel eines Apotheciums. Es sind also keine Podetien.

Dass phylogenetisch die Parmelieen ihren Ausgangspunkt haben in der Lecideengattung Biatora, scheint mir ausser allem Zweifel zu stehen, ihre Wurzel dürfte darum auch in der Patellariaceen-Gattung Patinella enthalten sein. Es kann aber Biatora nicht wohl zu den Parmelieen gezogen werden, weil diese Flechte auch den Ausgang für die phylogenetische Entwickelung

noch anderer Parmeliaceen-Familien bildet. Allein es dürfte schwer sein, zu bestreiten, dass sich das Apothecium von Lecanora aus demjenigen von Biatora entwickelt hat.

5. *Lecanora.*

Die Grundform der Parmelieen in dem hier vertretenen Sinne wird durch die artenreiche Gattung Lecanora gebildet. Der Umfang dieser Gattung wechselt bei fast allen Autoren. Nylander zieht ihn am weitesten, er verfährt damit ähnlich wie bei Lecidea; während im System von Körber die Zerspaltung in einzelne Gattungen am weitesten geht. Was von diesen Körber'schen Genera zu bestehen hat, was nur als Subgenus gelten kann, mag einer künftigen Entscheidung vorbehalten bleiben; wenn ich auch der Nylander'schen Umgrenzung nicht beiflichten kann, so soll hier, wo es mir auf die vergleichende Morphologie des Thallus ankommt, doch der Begriff von Lecanora ziemlich weit gefasst werden, und rechne ich u. a. die Genera Aspicilia, Squamaria und Haematomma mit dazu. Was das Letztere anlangt, so werden die dahin gehörigen Arten, z. B. Haematomma ventosum, von Tuckerman zur Untergattung Eulecanora seines Genus Lecanora gezählt, obgleich die Sporen nadelförmig vierzellig sind; aber Lecanora ventosa ist mit den übrigen Arten von Lecanora durch Formen mit zweizelligen Sporen verknüpft, z. B. Lecanora Brunonis. Wenn auch ich daher Lecanora (Haematomma) ventosa nur als abweichenden Typus von Lecanora gelten lasse, so soll doch nicht verkannt werden, dass man Haematomma auch von Bacidia ableiten könnte, und in diesem Falle müsste es natürlich eine eigene Gattung bilden. Künftige genauere Untersuchungen über den histologischen Bau der Apothecien bei den Haematommen werden darüber vielleicht endgültig entscheiden können; in Bezug auf die Ausbildung des Thallus liegt aber kein Grund vor, sie generisch von Lecanora zu trennen.

Als Repräsentant der unvollkommensten und darum fundamentalen Gruppe von Lecanora ist in Fig. 90, die auf Rinden allgemein verbreitete Lecanora subfusca gezeichnet; einen Durchschnitt durch die dünne Thalluskruste und das Apothecium bringt *II* der gleichen Figur.

Der anatomische Bau des Thallus entspricht dem zahlreicher krustenförmiger Lecideen. Die Gonidien findet man darin nur gleichförmig vertheilt, wenn die Kruste sehr dünn ist; bei Formen dieser Art mit dickerer Kruste ist eine dem Substrat zugewandte farblose Markschicht und auch eine mehr weniger unvollkommene Rinde unterscheidbar. Die Frucht ist ganz biatorin gebaut,



Fig. 90. Lecanora subfusca. *I* Habitus $\left(\frac{3}{1}\right)$. *II* Durchschnitt $\left(\frac{60}{1}\right)$.

nur sind Gonidien im Gehäuse und zwar besonders im inneren Theile desselben vorhanden, wodurch das biatorine Apothecium zum lecanorinen wird. Der centrale Fuss des Apotheciums ist gonidienfrei oder es finden sich doch nur, wie in unserer Abbildung, vereinzelte Nester von Gonidien darin eingestreut.

Fig. 91, *I* ist die Flächenansicht der Kruste von Lecanora ventosa. Die Kruste setzt sich zusammen aus zahlreichen, unregelmässig geformten, aufrechten Warzen, die aus einem gemeinsamen, dem Substrate aufliegenden Muttergewebe entspringen. Der Durchschnitt einer solchen Kruste (Fig. 91, *II*) zeigt, dass diese Matrix aus farblosem Markgewebe gebildet ist, welches in die nach oben sich verbreiternden Warzen auswächst. Die Gonidien sind nur unter der dem Lichte zugekehrten Oberfläche der Warzen als continuirliche Schicht ausgebreitet, von einer ziemlich dünnen Rinde bedeckt, ein eigenartiger Fall von Anpassung des

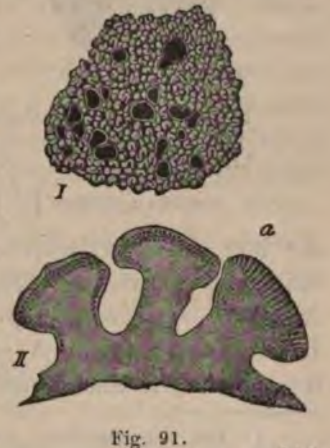


Fig. 91.
Lecanora ventosa. *I* Habitus $\left(\frac{1}{1}\right)$.
II Durchschnitt $\left(\frac{7}{1}\right)$.

Thallus an die Aufgabe der Assimilation. Bei *a* ist ein Apothecium durchschnitten, man sieht unter dem Hymenium keine Gonidien.

Dieser Typus des Lecanora-Thallus findet das Extrem seiner Ausprägung in der wüstenbewohnenden Lecanora fruticulosa (Fig. 92, *III* bis *V*). Diese merkwürdige Flechte, die meines Wissens niemals angewachsen beobachtet worden ist, scheint in ihrer Beweglichkeit eine Anpassung an den Wüstensand darzustellen. Sie gleicht einem jener strauchartigen Lithothamnien,

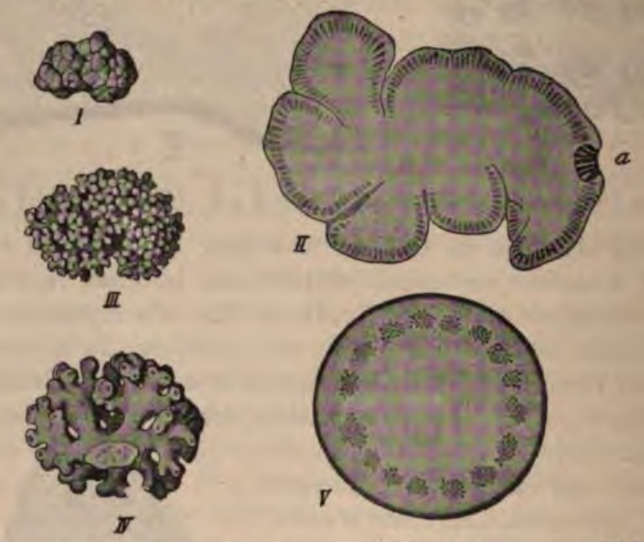


Fig. 92. *Lecanora esculenta. *I* Habitus $\left(\frac{1}{1}\right)$. *II* Durchschnitt $\left(\frac{9}{1}\right)$. *Lecanora fruticulosa. *III* Habitus $\left(\frac{1}{1}\right)$. *IV* Bruchstück des Thallus von innen gesehen $\left(\frac{3}{1}\right)$. *V* Querschnitt eines Zweiges $\left(\frac{40}{1}\right)$.

die lose auf dem Meeresgrunde liegend, ihre Aeste nach allen Seiten hin entwickeln. Eine derartige Form nennt man bei den Algen eine forma aegagropila, und kommen ausser bei den Lithothamnien solche Aegagropila-Formen vor in dem Bereiche der Gattungen Cladophora, Sphacelaria und Fastigiaria[1]).

1) Von der gemeinen, sonst an Steinen oder Muschelschalen haftenden Fastigiaria furcellata fand ich im Kieler Hafen ein beweglich auf dem Grunde liegendes aegagropiles Exemplar, das die Grösse eines Menschenkopfes besass und seine gabeltheiligen Aeste strahlenförmig nach allen Richtungen entsandte.

Bei Lecanora fruticulosa findet sich niemals ein Anheftungspunkt, die wiederholt gegabelten, im Querschnitt mehr weniger stielrunden Aeste wachsen nach allen Richtungen und bilden so einen mehr weniger kugeligen oder eiförmigen Thallus. In *IV* ist ein Bruchstück einer solchen Pflanze gezeichnet, die nach innen gekehrte Bruchfläche dem Beobachter zugewandt; in den Zweigspitzen finden sich rindenlose Stellen, vielleicht Brutstätten von Soredien. Fig. 92, *V* ist der Durchschnitt eines Astes, die zu Nestern gruppirten Gonidien sind peripherisch angeordnet, von einer dicken Rinde bedeckt. Apothecien sah ich ebensowenig wie Eversmann[1]), der Entdecker der Pflanze.

Mit der zuletzt besprochenen Art theilt Lecanora esculenta (Fig. 92, *I, II*) den Standort und bemerkenswerthe Eigenthümlichkeiten. Die Flechte gleicht einer kleinen Knolle, unter zahlreichen, von mir beobachteten Exemplaren fand ich keins mit einer Haftstelle; ich bin daher geneigt anzunehmen, dass auch diese Art nur beweglich im Wüstensande vorkommt und gleichfalls eine aegagropile Form darstellt, die aber compacter gebaut ist, als die vorige. Fig. 92, *II* ist ein Durchschnitt, bei *a* ein eingesenktes Apothecium. Die von einer Rinde bedeckte Gonidienschicht ist wie bei Lecanora fruticulosa unterbrochen, sie besteht aus einzelnen Nestern, die sich nach innen zuspitzen, nach aussen verbreitern und somit die Form von umgekehrten Kegeln annehmen; in der Abbildung sind diese Gonidiennester durch schattirte Flecke dargestellt. Sie finden sich unter der ganzen Oberfläche des Thallus, auch gegen die tief einschneidenden Thallusspalten gekehrt. Ihre Verlängerung in radialer Richtung dürfte für die Flechte den Vortheil einer vergrösserten Assimilationsfläche mit sich bringen, denn das in der Wüste Sahara und in Arabien so kräftige Sonnenlicht dürfte auch diffus zwischen den Gonidiengruppen eingedrungen und seitlich auf die Gonidien selbst übergehend noch stark genug sein, um assimilirend zu wirken.

Dieser durch ein eigenthümliches Princip vergrösserten Assimilationsfläche gegenüber steht der ganz eigenthümliche Habitus des Thallus. Mit seinem massiven Markkörper gleicht

1) Vergl. Eversmann in Act. Leopold., Vol. XV, P. II, p. 351 ff.

derselbe vielmehr einem Pilzsklerotium als einem der uns bisher entgegengetretenen Typen des Flechtenthallus. Da es aber eine assimilirende Pflanze ist, so möchte ich Lecanora esculenta noch weit mehr einem Melocactus vergleichen, und die Uebereinstimmung im Wohnort, den heissesten und dürrsten Gegenden der Erde, unterstützt diesen Vergleich. Die Flechte muss an ihren Standorten einem langen Austrocknen ausgesetzt sein, für diese Lebensbedingung ist ihr Körper ohne Zweifel angepasst. Aus ihrem durch Dürre hervorgerufenen Erstarrungszustande wird sie nur geweckt durch Regen oder Thau, und assimiliren kann sie nur, wenn das Tageslicht im durchfeuchteten Zustande auf sie fällt. Da sie in dem dicken Markkörper aber Reservestoffe aufzuspeichern vermag, denen sie ihren Werth als Nahrungsmittel zu danken hat, so kann sie doch auch bei Nacht leben, athmen und wachsen.

Mit diesen beiden Flechten findet sich in der Umgebung des Aralsee eine dritte Art, die Lecanora affinis, die in ihren Merkmalen die Mitte hält zwischen Lecanora fruticulosa und esculenta: der Thallus ist gleichfalls aegagropil, vom Habitus der Lecanora esculenta, doch dringen die Spalten bis nahezu in die Mitte des Thallus ein; die häufiger vorhandenen Apothecien sind flach-schüsselförmig. Von dieser Flechte sah Eversmann den Boden stellenweise handhoch bedeckt.

Was die Fortpflanzung dieser steppen- und wüstenbewohnenden Lecanoren anlangt, so ist zunächst hervorzuheben, dass Eversmann auch die kleinsten und jüngsten Exemplare derselben niemals festgewachsen fand; von Lecanora fruticulosa sammelte er Exemplare nicht grösser als ein Sandkorn, doch auch sie standen mit keinem Fremdkörper in Verbindung. Wir müssen daher annehmen, dass die bei der Keimung mit Algen in Verbindung tretenden Sporen oder etwaige Soredien gleich von vorne herein einen ringsum geschlossenen, aegagropilen Thallus bilden, dass somit diese Arten ihrer Entstehung nach Anpassungszustände an ihre eigenthümlichen Lebensbedingungen darstellen.

Eine ganz andere Richtung der Entwickelung hat der Lecanora-Thallus in L. lentigera eingeschlagen (Fig. 93), diese Art verhält sich zu den gewöhnlichen Krustenformen der Gattung

wie Psora zu Lecidea und kann schon als eine Laubflechte angesehen werden.

Der in mehr weniger abgerundeten Rosetten sich entwickelnde Thallus gliedert sich in gabeltheilige, blattartige Lacinien, die dachziegelig übereinander greifen können und an das Laub gewisser Lebermoose, z. B. von Aneuren, erinnern. Die hell berandeten Apothecien sitzen auf der Laubfläche. Ein Durchschnitt des Thallus (Fig. 94, *II*) ergiebt auf der Oberseite eine ziemlich dicke, pseudoparenchymatische Rinde über der continuirlichen Gonidienschicht, deren Hyphen wirr durcheinander laufen. Unter den Gonidien liegt ein lockeres Mark, dessen Hyphen an der Unterseite des Thallus, namentlich an den freien Endzipfeln desselben, sich wieder mehr weniger lückenlos verflechten und somit eine unvollkommene Berindung der Unterseite darstellen. Die Rinde setzt sich fort in das Gehäuse der Frucht (Fig. 94, *I*), deren Rand gonidienfrei ist, während Gonidiennester



Fig. 93.
Lecanora lentigera $\left(\frac{1}{1}\right)$.

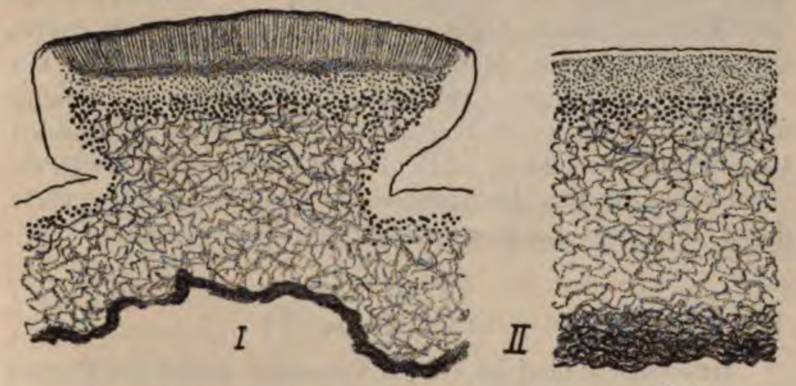


Fig. 94. Lecanora lentigera. *I* Durchschnitt der Frucht $\left(\frac{50}{1}\right)$.
II Durchschnitt eines sterilen Thalluslappens $\left(\frac{90}{1}\right)$.

in mehr weniger continuirlicher Schicht unter dem farblosen Hypothecium sich hinwegziehen; dadurch entsteht ein wenig erheblicher Unterschied im Bau der Frucht von L. subfusca.

Ob sich darauf im Zusammenhang mit dem laubartigen Thallus eine generische Trennung der zum Typus der L. lentigera gehörigen Arten von den übrigen Lecanoren wird gründen lassen, werden künftige Untersuchungen zu entscheiden haben. Immerhin gewinnt man den Eindruck, dass bei L. lentigera das Apothecium, beziehungsweise die Hymenialscheibe, in oder oberhalb der Gonidialzone entstanden sein dürfte.

Noch in einer anderen Richtung scheint mir L. lentigera Beachtung zu verdienen. Sie bildet sicher eine der höchst entwickelten Arten der Gattung Lecanora. Wenn wir nun berücksichtigen, dass die tiefer stehenden Arten, deren Thallus eine homogene Kruste ist, wie z. B. L. subfusca, Gonidien bis in den Rand des Gehäuses hinauf führen, diese Randpartie des Gehäuses aber bei L. lentigera von Gonidien frei ist, so gelangt man zu der Vorstellung, dass die Frucht von L. lentigera eine retrograde Entwickelung, eine Rückbildung in Richtung auf das biatorine Apothecium erfahren habe, und die Annahme des Vorkommens solcher Rückbildungen erfährt durch diese hochentwickelte Lecanora-Species eine Stütze.

Es ward oben erwähnt, dass L. lentigera auf der Unterseite des Thallus durch dichtere Verflechtung der Markhyphen eine unvollkommene Rinde bildet. Diese unvollkommene Berindung tritt gewöhnlich nur deutlich hervor an den frei in die Luft ragenden Thalluslappen, während bei den Theilen des Thallus, die dem Substrat unmittelbar aufliegen, eigentlich jede Andeutung einer Rindenbildung fehlt. Dieser Umstand wie die Uebereinstimmung im Bau des Apotheciums verbindet, wie ich glaube, diesen Typus von Lecanora mit der folgenden Gattung.

6. *Heterodea.*

Heterodea Mülleri ist eine in Tasmanien wachsende Flechte, deren flacher, verzweigter, am Rande eingeschnittener Laubkörper dem Erdboden dicht angedrückt wächst wie eine Marchantia oder Riccia (Fig. 95, *1*). Die einzelnen Zipfel des Laubes sind an der Basis gewöhnlich stielartig verschmälert. Diesem Habitus entspricht eine dorsiventrale Structur. Unter der dichten Rinde der Oberseite liegt eine continuirliche Gonidienzone, darunter

ein ganz locker gewebtes Mark, auf der Unterseite fehlt die Rinde (*III*). Die fertilen Laubzipfel zertheilen sich feiner und tragen auf ihren Spitzen die Apothecien (Fig. 95, *II*), deren Hymenialscheibe sich zuletzt mehr weniger convex wölbt. In *IV* ist ein Durchschnitt durch den Rand eines jüngeren Apotheciums gezeichnet. Man sieht, wie das Hymenium der Thallusrinde morphologisch entspricht, Gonidien sind im Rande des Gehäuses nicht vorhanden. Dafür erstreckt sich eine Schicht von grossen Gonidiennestern unter dem ganzen Hypothecium der Frucht, und in dieser Beziehung ist das Apothecium als lecanorin zu bezeichnen.

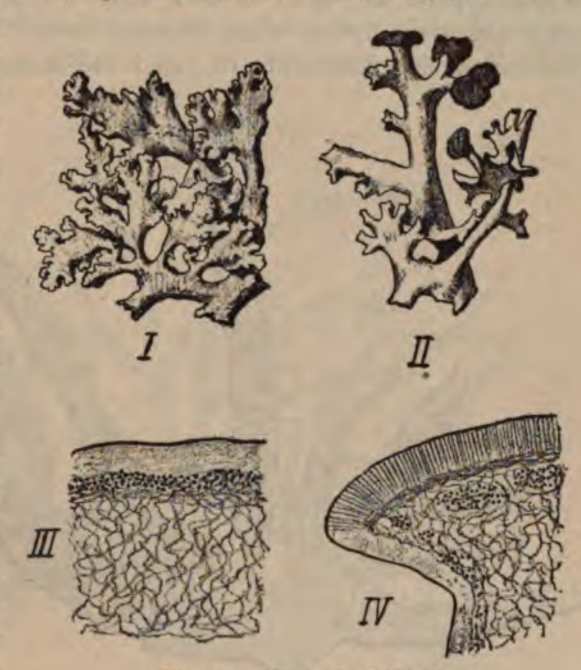


Fig. 95. *Heterodea Mülleri.
I Habitus $\left(\frac{1}{1}\right)$. *II* Theil eines am Rande Apothecien tragenden Laubes $\left(\frac{2}{1}\right)$. *III* Durchschnitt des Thallus $\left(\frac{40}{1}\right)$. *IV* Durchschnitt des Randes der Frucht $\left(\frac{40}{1}\right)$.

Der Bau der Frucht und der unterseits rindenlose Thallus haben Nylander wohl hauptsächlich veranlasst, Heterodea als ein Bindeglied zwischen Cladonia und Ramalina anzusehen und der Flechte einen dementsprechenden Platz in seinem System anzuweisen. Bei der von mir vertretenen Auffassung kann von solcher Verbindung nicht die Rede sein, man muss Heterodea entweder an Cladonia miniata anschliessen oder den Parmeliaceen zurechnen. Ich glaube aber, dass das Letztere das Richtigere ist, und habe ich sie mit der Untergattung Squamaria von Lecanora in Verbindung gesetzt,

wobei ich keineswegs die nahen Beziehungen zur folgenden Gattung verkennen will.

7. *Ramalina.*

Man könnte Ramalina eine beiderseits berindete Heterodea nennen, deren Aeste im Zusammenhang damit auch nicht dem Substrat platt aufliegen, sondern mehr weniger aufrecht stehen oder von den Aesten eines Baumes herabhängen. Während Heterodea eine Erdflechte ist, sind die Ramalinen gewöhnlich



Fig. 96. *Ramalina Eckloni $\left(\frac{1}{1}\right)$.

Bewohner von Bäumen. Beide Gattungen nähern sich einander durch den Bau des Apotheciums; auch kommt bei Ramalina, wenngleich keineswegs bei der Mehrzahl der Arten, eine terminale Stellung der Früchte an den Thalluszweigen vor.

In Bezug auf den anatomischen Bau des Thallus möge Schwendener (Unters. I, S. 155) verglichen werden; freilich ist dort nur eine geringe Zahl von Arten der ungemein mannigfaltigen Gattung behandelt.

Im Habitus der Ramalinen tritt die Anpassung an den Zweck der Assimilation auf das Deutlichste hervor, die Arten bilden geradezu Reproductionen verschiedener Typen von Meeresalgen. Hier möge nur einiger weniger Species besondere Erwähnung geschehen.

Fig. 96 ist eine Abbildung der südamerikanischen R. Ekloni, die im Habitus an die einheimische R. fraxinea erinnert. Aus einer Haftscheibe entspringt der flachbilaterale, doch nicht dorsiventrale Thallus, er zertheilt sich in zahlreiche Lappen, in dem



Fig. 97. Ramalina farinacea $\left(\frac{1}{1}\right)$.

einen derselben ist sogar Löcherbildung eingetreten, eine Andeutung an die wunderbare Gestalt der R. reticulata. Die Apothecien sitzen auf der Fläche oder am Rande des Laubes, in letzterem Falle auch gelegentlich auf der Spitze eines Lappens, wie bei R. fastigiata, die hierin mit Heterodea übereinstimmt.

Ich schliesse hieran die Erwähnung einiger anderer Habitusformen von Ramalina. Fig. 97 ist ein Exemplar von R. farinacea. Aus der Haftscheibe entspringt ein sich wiederholt gabelig theilender Thallus mit flach zusammengedrückten Aesten, an der Stelle

von Apothecien trägt diese Art gewöhnlich circumscripte Haufen von Soredien[1]). Ihr steht nahe R. pollinaria, von der Fig. 98, *I* einen zwei Apothecien tragenden Ast der normalen Pflanze vorstellt, während in *II* eine eigenthümliche Form dieser Species gezeichnet wurde, welche durch Verkürzung der Zweige und sehr reichliche Production ganz kurzer Aeste das Ansehen einer aegagropilen Krustenflechte annimmt. Sie wurde von Acharius als F. humilis bezeichnet und ist immer steril, d. h. sie trägt nur Soredien.

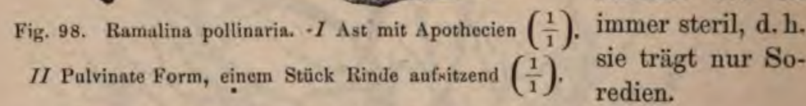


Fig. 98. Ramalina pollinaria. *I* Ast mit Apothecien $\left(\frac{1}{1}\right)$. *II* Pulvinate Form, einem Stück Rinde aufsitzend $\left(\frac{1}{1}\right)$.

Das Extrem dieser Abtheilung zeigt sich in der unsere höheren Gebirge bewohnenden R. thrausta. Sie bildet eine Analogieform zu Usnea barbata und Alectoria jubata und hängt in fusslangen Bärten von den Aesten der Bäume herab. Die einzelnen Zweige des Thallus sind fadenförmig dünn, gabelig verzweigt und im Querschnitt nahezu stielrund. Eine letzte, sehr abweichende Art ist die südamerikanische R. inflata. Hier ist der Thallus durch Zerreissen des lockeren Geflechts der Markhyphen hohl geworden und gleichfalls ziemlich stielrund, die hellen Scheiben der Apothecien sind den Spitzen kurzer Aeste eingesenkt (Fig. 99).



Fig. 99. *Ramalina inflata $\left(\frac{1}{1}\right)$.

Im anatomischen Bau des Thallus stehen alle

1) Solche scharf abgesetzte Brutstätten von Soredien, die der Anfänger mitunter für unentwickelte Apothecien hält, könnte man Sorale nennen. Andere Flechten bilden die Soredien profus auf der ganzen Thallusoberfläche.

Ramalinen einander nahe, es wiederholt sich mit specifischen Variationen der Bau, wie ihn Schwendener für R. farinacea und calicaris beschrieben hat. In Fig. 100, *I* ist der Durchschnitt eines Theiles des Thallus von R. Eckloni gezeichnet mit aufsitzendem Apothecium. Es zeigt sich ein scharfer Gegensatz zwischen der dicht gewebten Rinde und dem sehr lockeren Flechtwerk des Markes, dessen peripherischem Theile die Gonidien eingebettet sind; links ist der Rand des Thallus vom Schnitte getroffen. Die Rinde ist von ungleicher Dicke, mitunter an schmalen Stellen unterbrochen, an denen Markfasern bis an die Oberfläche ragen. Das Apothecium hat die grösste Aehnlichkeit mit dem von Heterodea, die Hymenialschicht ist homolog der Rinde, diese letztere bildet den randständigen Theil des Gehäuses, der daher gonidienlos ist; doch erstreckt sich eine Schicht von Gonidien unterhalb des Hypotheciums.

In Fig. 100, *II* ist ein Querschnitt von R. thrausta gezeichnet, um zu zeigen, dass, obwohl die Zweige dieser Art herabhängen und somit auf Zugfestigkeit in Anspruch genommen sind, doch keine verdichteten Stränge im Innern des Markes zur Ausbildung gelangen.

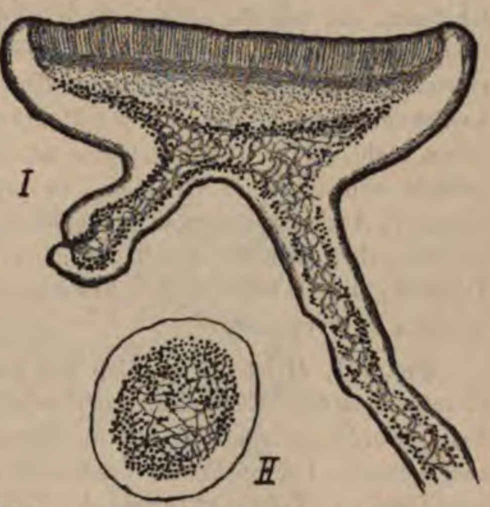


Fig. 100. *I* *Ramalina Eckloni, Durchschnitt von Frucht und Thallus $\left(\frac{60}{1}\right)$. *II* R. thrausta, Durchschnitt des Thallus $\left(\frac{100}{1}\right)$.

Durch die zweizelligen, farblosen Sporen unterscheidet sich Ramalina noch scharf von der Hauptreihe der Parmelieen, deren Sporen typisch einzellig sind.

8. *Parmelia.*

Der wichtigste Repräsentant dieser Hauptreihe, die ungemein formenreiche Gattung Parmelia, lässt sich gleichfalls von

Lecanora (Squamaria) lentigera ableiten. Als Species, die sich besonders nahe an Lecanora anschliessen, werden P. aleurites und P. ambigua betrachtet.

Im Folgenden sind einige charakteristische Arten zur Darstellung gebracht.

Fig. 101, *I* ist ein kleineres Exemplar der an Baumrinden wachsenden P. Acetabulum. Der Thallus ist papierartig dünn, einem vom Rande her zertheilten Laubblatte oder Algenthallus vergleichbar und wächst centrifugal, die Lappen sind mehr weniger aufsteigend. Unterseits haftet die Flechte mit kurzen Rhizinen, die für Parmelia typisch sind. Die Apothecien sind schüsselförmig vertieft, sie können den Durchmesser von 2 cm erreichen; das Hymenium zeigt also hier eine erhebliche Flächenausdehnung, die im Dienste der Production von Fortpflanzungszellen steht. Das Thallusgehäuse ist sehr entwickelt, runzeliggefaltet und reich an Gonidien, es repräsentirt für sich allein schon ein Assimilationsorgan mit beträchtlicher Flächenentfaltung, wir bemerken hier die durch das ganze Pflanzenreich verbreitete Tendenz, die Oberfläche der Früchte möglichst lange zur Assimilation zu verwenden.

Fig. 101, *II* ist die am Cap der guten Hoffnung wachsende P. reticulata (das Exemplar, nach welchem die Zeichnung angefertigt wurde, ist von Arnold in seinen Exsicc. unter No. 1098 ausgegeben). Die an Felsen wachsende Flechte besitzt nur einen nabelförmigen Haftpunkt (neben der Ziffer II), von da aus wächst der flache Thallus, dem Substrate aufliegend, unter hirschgeweihartiger Verzweigung vorwiegend in einer Richtung; am Haftpunkt entspringen zahlreiche, büschelförmig stehende, kleinere Aeste mit der Tendenz zur Aufrichtung. Rhizinen sind auf der unteren Fläche des Thallus nicht vorhanden.

Im Gegensatz dazu bildet P. conspersa grosse, mehr weniger kreisrunde, der felsigen Unterlage dicht angeschmiegte Thalli, die durch die zahlreichen, der Unterseite entspringenden kurzen Rhizinen sehr fest haften. Fig. 101, *III* ist ein Stück aus dem Rande eines solchen Thallus, dessen Lappen schon erheblich feiner zertheilt sind als bei P. reticulata, Endivienblättern nicht unähnlich.

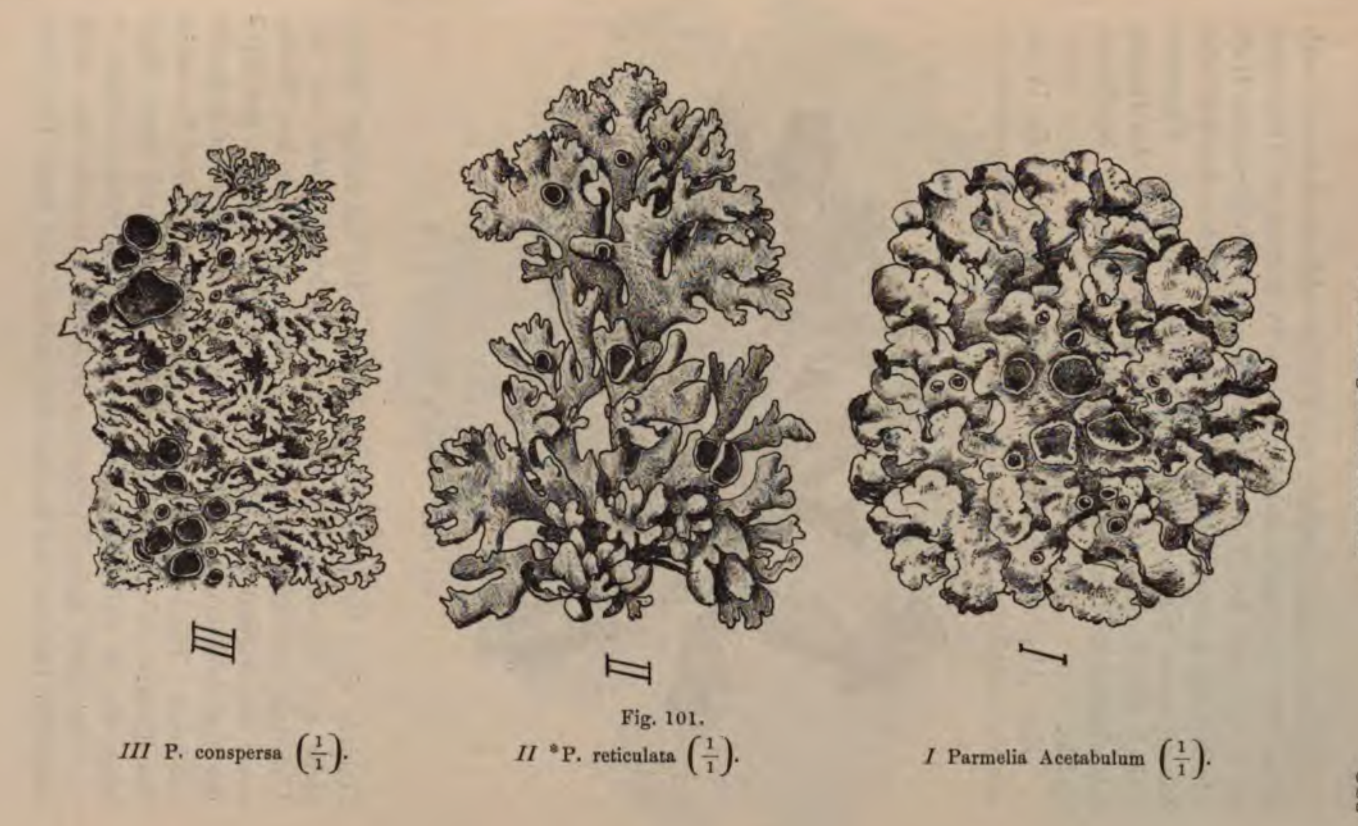


Fig. 101.

III P. conspersa $\left(\frac{1}{1}\right)$. *II* *P. reticulata $\left(\frac{1}{1}\right)$. *I* Parmelia Acetabulum $\left(\frac{1}{1}\right)$.

Im allgemeinen Aufbau des Thallus schliesst sich an P. reticulata die gleichfalls südafrikanische P. hottentotta (Fig. 102). Auch hier ist der Thallus nur mit einer nabelförmigen Haftscheibe angewachsen, von der aus sich die flachen dorsiventralen Zweige nach verschiedenen Richtungen erstrecken. Charakteristisch für die Art sind die langen, der Unterseite des Randes entspringenden Fibrillen, die man als Luftrhizinen bezeichnen könnte.

Zum Abschluss gelangt dieser Typus von Parmelia in der nordamerikanischen P. arizonica (Fig. 103), die vollkommen den

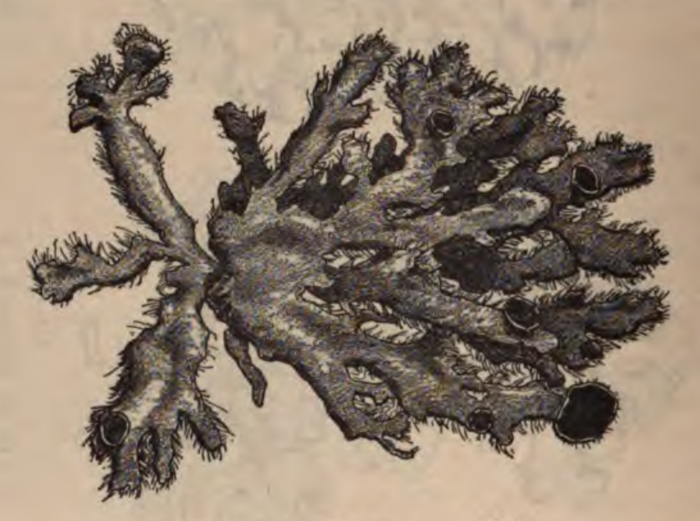


Fig. 102. *Parmelia hottentotta $\left(\frac{1}{1}\right)$.

Habitus einer Umbilicaria annimmt, da der lederartige Thallus nicht nur ausschliesslich mit einem centralen Nabel auf der Unterlage befestigt ist, sondern in seinem peripherischen Wachsthum eine eigentliche Verzweigung gar nicht eintritt, der Rand der fast kreisförmigen Scheibe nur mehr weniger tief gespalten erscheint. Eigentliche Rhizinen finden sich auf der Unterseite des Thallus nicht, dafür aber kleine Warzen und kurze Zäpfchen, die als rückgebildete Rhizinen gedeutet werden müssen.

Bei allen diesen Arten von Parmelia entspricht dem dorsiventralen Habitus des Thallus der anatomische Bau. Die Ober-

seite wie die Unterseite ist von einer dicht gewebten, hornartigen Rinde bekleidet, zwischen beiden Rindenschichten liegt ein lockerfilziges Mark, eine Gonidienzone findet sich nur unter der Rinde der Oberseite. Sonst variirt der anatomische Bau des Thallus hauptsächlich nur in der relativen und absoluten Mächtigkeit der einzelnen Schichten.

In Bezug auf die Apothecien kann P. Acetabulum als typisch gelten, während die viel flacheren und kleineren Schüsseln



Fig. 103. *Parmelia arizonica $\left(\frac{1}{1}\right)$.

von P. arizonica einen Rückgang auf die Fruchtform von Lecanora andeuten. In Fig. 104, *1* ist der Durchschnitt eines kleinen Apotheciums von P. Acetabulum dargestellt. Es zeigt sich deutlich, wie das Hymenium nebst dem darunter gelegenen Hypothecium der Rinde der Oberseite homolog sind, unter dem ganzen Apothecium zieht sich eine Gonidienschicht hin, die continuirlicher ist, als unter der Rinde des vegetativen Thallus. Das mächtig entwickelte Thallusgehäuse wurde bereits oben be-

sprochen. Unter der Frucht bildet der Thallus eine blasige Auftreibung, die mit der Entwickelung dieses Thallusgehäuses zusammenhängt.

Darunter in *II* ist ein Durchschnitt des Apotheciums von P. arizonica gezeichnet, das sich hauptsächlich durch die ge-



Fig. 104. Durchschnitte von Parmelia-Apothecien. *I* P. Acetabulum; *o* Oberseite, *u* Unterseite des Thallus $\left(\frac{30}{1}\right)$. *II* P. arizonica $\left(\frac{30}{1}\right)$.

ringe Entwickelung des Thallusgehäuses von dem der vorigen Species unterscheidet.

Aber die Arten von Parmelia vermögen noch in einer ganz anderen Richtung als der soeben besprochenen abzuändern.

In Fig. 105, *II* ist ein Stück aus der Peripherie des ähnlich wie P. conspersa wachsenden Thallus von P. encausta abgebildet.

Die randständigen Lappen des Thallus sind noch feiner zerschlitzt als bei jener Art; was aber das Auffälligste ist, die etwas dachziegelig sich übereinander legenden Lacinien des mittleren Thallus verzweigen sich gabelig in ganz feine borstliche Zipfel, die wie Haare eines Pelzes einander decken. Aus solchen borstenförmig feinen, dabei reich verzweigten und horizontal wachsenden Lacinien setzt sich der ganze Thallus von P. lanata zusammen (Fig. 105, *I*).

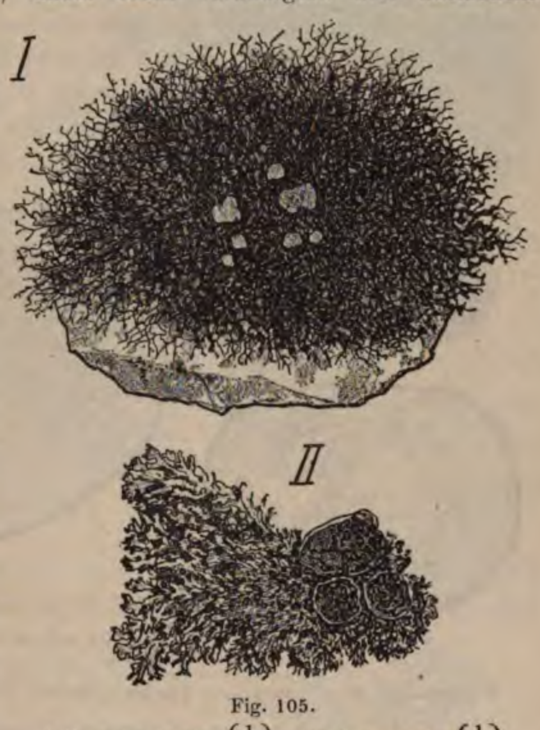


Fig. 105.
I Parmelia lanata $\left(\frac{1}{1}\right)$. *II* P. encausta $\left(\frac{1}{1}\right)$.

Durchschnitte sowohl der borstlichen Zipfel von P. encausta wie des Thallus von P. lanata ergeben einen mehr weniger dorsiventralen Bau. Der Querschnitt von P. encausta (Fig. 106, *I*) ist elliptisch mit gleichförmig dicker Rindenschicht, die auf der Unterseite des Thalluszipfels dunkel gefärbt erscheint; die Gonidien finden sich nur unter der Rinde der Oberseite. Von P. lanata wurde in *II* der Querschnitt eines dickeren, in *III* der eines dünneren Astes abgebildet. Bei dieser Art treten auch im Mark Stränge verdichteten Gewebes auf von ähnlichem Gefüge wie die Rinde, in *III* ausserdem Hohlräume. Die Dorsiventralität tritt in *II* auch in der Vertheilung der Gonidien noch deutlich hervor, indem diese auf der Unterseite nur spärlich vorhanden sind. In *III* ist diese Differenz der Gonidien nicht mehr vorhanden. Wenn man den Querschnitt *II* betrachtet, ist man unwillkürlich versucht, in Parmelia lanata

den Schlüssel für das Auftreten borstenförmig fein zertheilter Blattzipfel zu erblicken, wie sie namentlich bei den Ranunculaceen, Umbelliferen u. a. so häufig neben breiten Blattformen vorkommen. Solche Blätter sind als Ganzes horizontal gestellt, wie der Thallus von Parmelia lanata; die Zipfel der letzteren werden für den Zweck der Assimilation an den Flanken vom Lichte ebenso vortheilhaft getroffen wie von oben, darum finden sich die Gonidien auch an den Flanken in Menge und selbst noch an der Unterseite. Offenbar ist P. lanata eine in dieser Richtung viel weiter entwickelte Form als P. encausta; würden ihre Zweige sich vertical aufrichten und völlig radiären Bau an-



Fig. 106.

I Querschnitt eines borstlichen Thalluszipfels von Parmelia encausta $\left(\frac{100}{1}\right)$.
II und *III* Querschnitte von P. lanata $\left(\frac{100}{1}\right)$.

nehmen, so hätten wir den später bei Cornicularia tristis, die von Nylander zu Parmelia gezogen wird, noch zu erörternden Typus.

Einstweilen mögen aber noch ein paar andere bilaterale und flache Formen von Parmelieen hier Besprechung finden.

9. *Cetraria.*

In Fig. 107 ist eine besonders schöne Form von Cetraria glauca abgebildet. Der papierartig dünne, schräg aufsteigende Thallus ist reich in einer Ebene zertheilt und löst sich am Rande

in viele ganz kleine Zipfel auf, die eine Vergrösserung der Assimilationsfläche herbeiführen. Die grossen, flach scheibenförmigen Apothecien stehen terminal an den Hauptabschnitten des Thallus.



Fig. 107. Cetraria glauca $\left(\frac{1}{1}\right)$.

Fig. 108, *I* bringt eine Abbildung des oberen Theiles fructificirender Pflanzen von C. islandica, und zwar der gewöhnlichen typischen Form. Der Thallus dieser Art ist rinnenförmig gebogen, so dass die Oberseite concav, die Unterseite convex wird; nicht selten berühren sich die Ränder der Rinne und verwachsen sogar hier und da ein Stück miteinander. Dies letztere wird zur Regel bei der Varietät Cetr. isl. crispa (Fig. 108, *II*),





Fig. 108. Formen von Cetraria islandica $\left(\frac{1}{1}\right)$.

deren schmalerer, am Rande stark gewimperter Thallus seine Ränder grösstentheils zu einer hohlen Röhre zusammenschliesst, Verwachsungen sind hier natürlich noch häufiger als bei der typischen Form. Bei der Varietät crispa wird somit die ursprüngliche Unterseite des Thallus zur Aussenseite der Röhre,

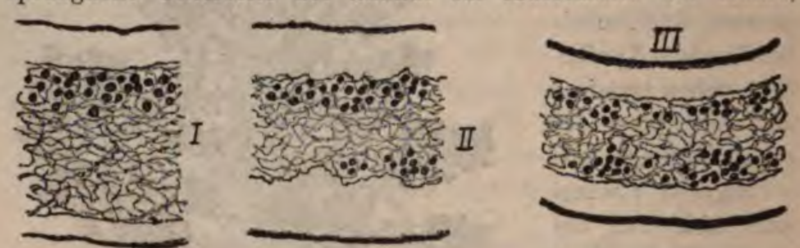


Fig. 109. Thallusquerschnitte: *I* von Cetraria glauca; *II* von C. islandica typica; *III* von C. islandica crispa $\left(\frac{200}{1}\right)$.

und dementsprechend verhält sich der anatomische Bau dieser Formen. Bei C. glauca (Fig. 109, *I*) finden sich die Gonidien im laubartig flachen Theil des Thallus nur unter der Rinde der Oberseite, in den mehr oder weniger stielrunden Zipfeln des Randes dagegen unter der gesammten Rinde. An ganz flachen Formen von C. islandica findet man Gonidien entweder nur an der Oberseite oder sie sind doch an der Unterseite viel spärlicher (Fig. 109, *II*); bei C. islandica var. crispa endlich finden sich die Gonidien auf beiden Seiten gleich häufig, oft durch das ganze Mark zerstreut, nicht selten sind sie dichter auf der nach aussen gekehrten Unterseite gelagert (Fig. 109, *III*).



Fig. 110. Cetraria aculeata. *I* steriles, *II* fertiles Exemplar $\left(\frac{1}{1}\right)$.

Cetraria aculeata endlich bildet den Abschluss dieser Entwickelungsrichtung. War der Thallus von C. glauca noch mehr weniger horizontal, der von C. islandica typica aufsteigend, der von C. islandica crispa schon ziemlich orthotrop, so ist letzteres bei C. aculeata (Fig. 110) in ausgesprochenem Maasse der Fall, wenn man die strauchartige Verzweigung in Rechnung zieht. Bei dieser Flechte kann der

Querschnitt des Thallus als radiär angesehen werden (vergl. Schwendener, Unters. üb. d. Flechtenth. I, Taf. IV, Fig. 8); die Rinde umschliesst ringförmig ein lockeres Mark, dessen Peripherie die Gonidien in unregelmässigen Gruppen eingelagert sind; der Typus des flachen Laubblattes, wie er bei C. glauca uns entgegentrat, ist zur Binsenform geworden.



Fig. 111. *Dactylina arctica. *I* Gruppe steriler Pflanzen $\left(\frac{1}{1}\right)$. *II* Fertile Spitzen $\left(\frac{2}{1}\right)$. *III* Durchschnitt der Kante eines Apotheciums $\left(\frac{60}{1}\right)$.

Jedem auch nur oberflächlichen Kenner der Florideen wird es nicht entgangen sein, dass die sämmtlichen Formen der Parmelien und Cetrarien nach Gestalt und Grösse gleichsam ihre Vorbilder bei den Florideen besitzen.

10. *Dactylina.*

Die in Grönland über Moosen auf dem Erdboden wachsende Dactylina arctica schliesst sich in ihrem morphologischen Aufbau in anderer Richtung an Cetraria. Sie verhält sich zu Cetraria

glauca etwa wie Ramalina inflata zu R. Eckloni oder fraxinea. In Fig. 111, *I* sind eine Anzahl sterile Pflanzen gezeichnet, in *II* einige Gipfel fertiler Exemplare mit den flach schüsselförmigen Apothecien. *III* ist der Durchschnitt durch den Rand eines Apotheciums, man sieht, wie die Gonidien sich unter dem Hypothecium hinwegziehen. Der Thallus ist hohl, aufgeblasen-röhrig und lässt sich von dem Thallus einer Cetraria so leicht ableiten,



Fig. 112. Evernia furfuracea $\left(\frac{1}{1}\right)$.

wie jeder hohle Phanerogamenstengel von einem gefüllten, wobei hier der flache in den kreisförmigen Querschnitt übergeht.

11. *Evernia.*

An Cetraria schliesst sich auch das Genus Evernia, von dem die Art E. furfuracea in Fig. 112 dargestellt worden ist. Aus einer Haftscheibe wächst der mehr weniger horizontale, flache, einen scharfen Gegensatz zwischen Ober- und Unterseite

zeigende, gabelig zertheilte Thallus hervor, dessen Rand die grossen, schüsselförmigen Apothecien entspringen. Ausser den normalen sieht man auch, namentlich am Rande, grössere und kleinere Adventiväste. Solche kurze, oft nur warzenförmige Adventiväste werden in grösster Menge entwickelt und bedecken die ganze Thallusfläche bei der Varietät E. furf. scobicina (Fig. 113), sie bilden für die Pflanze eine bedeutende Erweiterung der Assimilationsfläche. In den systematischen Schriften über Flechten werden derartige kurze, dem Binsentypus angehörige Adventiväste als Isidien bezeichnet.



Fig. 113.
I Evernia furfuracea var. scobicina $\left(\frac{1}{1}\right)$. *II* ein Thalluszipfel, schwach vergrössert.

Was den anatomischen Bau des Thallus anlangt, so stimmt E. furfuracea im Wesentlichen mit Cetraria glauca überein: beide Seiten sind berindet, die Gonidien liegen nur an der Oberseite. Näheres findet man bei Schwendener, l. c., S. 160. Dieser Autor hat auch gezeigt, dass die Isidien aus der Rinde hervorgehen, dass ihr ganzes Innere mit Gonidien dicht erfüllt ist, zwischen denen nur relativ wenige lockere Hyphen verlaufen. Immerhin entspricht ihr Bau morphologisch dem der Hauptabschnitte des Thallus.

Evernia vulpina unterscheidet sich, wie Schwendener gleichfalls nachgewiesen hat, durch Entwickelung von verdichteten Strängen im Mark und leitet damit zum Typus von Usnea hinüber.

12. *Cornicularia.*

Ich stimme Schwendener darin bei, dass derselbe l. c., S. 149 Cornicularia tristis als Typus einer besonderen Gattung aufrecht erhalten hat. Von Parmelia, zu der diese Flechte von Nylander gestellt wird, unterscheidet sie sich doch sehr be-

merkenswerth durch den orthotropen Wuchs ihres Thallus, und man kann Th. Fries nur beipflichten, wenn er sie deswegen lieber zu Alectoria stellt; allein da die Sporen von Cornicularia tristis ganz mit denen von Parmelia übereinstimmen, ist es gewiss richtiger, Cornicularia als ein selbstständiges, Parmelia und Alectoria verbindendes Genus aufrecht zu halten. In Fig. 114 ist ein fertiles Exemplar gezeichnet; Abbildungen von Querschnitten finden sich bei Schwendener, l. c., Taf. IV und V; aus denselben geht, auch wenn sie sonst ziemlich kreisrund sind, doch insofern eine gewisse Neigung zur Bilaterialität hervor, als die Gonidien dem Marke häufig einseitig eingelagert sind.



Fig. 114. Cornicularia tristis $\left(\frac{1}{1}\right)$.

13. *Alectoria.*

Cornicularia tristis besass schon ganz den Habitus einer Alectoria; das Extrem dieses Flechtentypus gelangt zur Ausprägung in der in langen Bärten von den Zweigen alter Fichten herabhängenden A. jubata, von der in Fig. 115, *I* ein ganz junges Pflänzchen gezeichnet worden ist. Fig. 115, *II* ist ein fertiler Zweig einer alten Pflanze, bei *aa* ein ausgewachsenes und ein ganz junges Apothecium, die seitlich und stiellos dem Thallus aufsitzen, der unter einem Apothecium stets eine rechtwinkelige Knickung macht. Der Thallus ist radiär gebaut, im Querschnitt ziemlich kreisrund, er besteht, wie Schwendener dargestellt hat, aus einer dicken und festen Rinde, die ein lockeres Mark umgiebt, in dessen peripherischem Theile die Gonidien liegen; obwohl die sich gabelig verästelnde, mit einer basalen Haftscheibe befestigte Flechte herabhängt, ist doch im Innern des Markes kein verdichteter Strang zur Ausbildung gelangt, der auf anatomische Anpassung an Inanspruchnahme auf Zugfestigkeit schliessen liesse, wie das auch bei Ramalina thrausta nicht der Fall war. Andere Arten von Alectoria, deren Thallus wie der von Cornicularia tristis aufrecht wächst, z. B. A. ochroleuca, zeigen im Wesentlichen den gleichen anatomischen Bau.

Die Gattung Alectoria ist interessant und lehrreich wegen der Verschiedenheit der Sporenbildung bei den einzelnen Arten. Während bei A. jubata die Sporen durchaus parmelein sind, d. h. klein, farblos, einzellig, zu acht in den Schläuchen, besitzt A. ochroleuca nur 2—4 Sporen im Schlauch, die viel grösser sind als diejenigen von A. jubata, sie sind gleichfalls einzellig, färben sich aber zuletzt bräunlich. A. loxensis endlich hat sehr grosse, parenchymatisch vielzellige, bräunliche Sporen, die nur



Fig. 115. Alectoria jubata. *I* junges Pflänzchen. *II* Zweigspitze eines alten, fertilen Exemplars $\left(\frac{1}{1}\right)$.

in Einzahl in den Schläuchen gebildet werden. Es zeigt sich also innerhalb dieser Gattung eine Schwankung in der Sporenbildung, welche Analogieen darbietet sowohl zu den gleichen Verhältnissen bei Pertusaria wie bei der später zu besprechenden Gattung Umbilicaria.

14. *Usnea.*

Wie schon oben bemerkt wurde, schliesst sich Usnea durch das zu Evernia gehörige Subgenus Chlorea (Evernia oder Chlorea

vulpina) an Evernia an; sie bildet somit eine Parallelreihe, nicht etwa eine Fortsetzung von Alectoria. Wir wollen zuerst die Untergattung Neuropogon betrachten, deren Arten jetzt allgemein zu Usnea gezogen werden, da sie sich nur durch die schwarze Färbung der Hymenialscheibe von den hellfrüchtigen Usneen unterscheiden.

Von Neuropogon kennt man zwei Arten, die eine, N. Melaxanthus wächst in Grönland und im antarktischen Amerika, die andere, N. Taylori, nur an Felsen von Kerguelensland. In Fig. 116 ist ein Habitusbild von Neuropogon (Usnea) Taylori wiedergegeben.



Fig. 116. *Usnea Taylori $\left(\frac{1}{1}\right)$.

Aus gemeinsamer, von Markhyphen gebildeter Haftscheibe entspringen mehrere gabelig getheilte, orthotrop aufrechte, im Querschnitt kreisrunde Thalli, es sind Assimilationsorgane von exquisitem Binsentypus. Einige ältere Aeste tragen die sehr grossen, flach schüsselförmigen Apothecien, deren Flächenerweiterung im Dienste der Production von Fortpflanzungszellen steht. Die Früchte sitzen seitlich am Thallus, wie diejenigen einer Parmelia. Während bei letzterer Gattung der Thallus dorsiventral ist und horizontal wächst, sind seine Abschnitte bei Neuropogon radiär gebaut und haben sich im Zusammenhang damit negativ geotropisch aufgerichtet, das ist der morphologische Zusammenhang, im Grunde aber auch die einzige Verschiedenheit zwischen beiden Gattungen.

Der Bau des Querschnittes ist in Fig. 117, *II* und *III* zur Darstellung gebracht. Ausser der Rinde verdichtet sich auch

ein Theil des Markes zu hornartiger Consistenz, und zwar hauptsächlich von der Peripherie aus, so dass oft nur ein kleiner, unregelmässig umschriebener Raum für die lockeren Markhyphen und für die stets nur spärlichen Gonidien übrig bleibt; doch

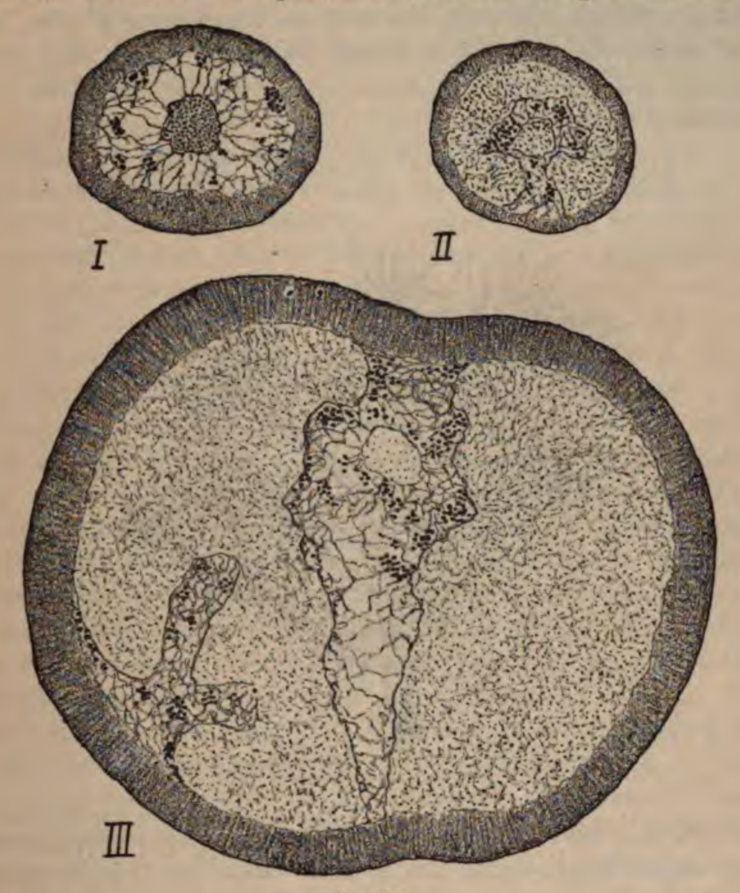


Fig. 117.

I Querschnitt des Thallus von *Usnea Melaxanthus $\left(\frac{60}{1}\right)$. *II* Querschnitt eines dünneren Astes; *III* eines alten Thallus von *Usnea Taylori $\left(\frac{60}{1}\right)$.

findet man auch im Inneren des lockeren Markkörpers noch einen verdichteten Strang. Im Allgemeinen gewinnt man den Eindruck, dass im Thallus von N. Taylori eine biegungsfeste Construction angestrebt wird.

N. Melaxanthus ist der vorigen Art sehr ähnlich, die Flechte wächst gleichfalls an Felsen und besitzt nur etwas kleinere Früchte. Auf dem Querschnitt findet man (Fig. 117, *I*) trotz der aufrechten Stellung des Thallus stets innerhalb des relativ breiten Markkörpers einen verdichteten Centralstrang, wie bei den echten Usneen, andere Theile des Markes sind nicht verdichtet, das dichtere peripherische Gewebe ist als Rinde zu rechnen.

Bei den echten Usnea-Arten, mögen sie nun herabhängen (U. barbata) oder aufrecht stehen (U. florida), kehrt überall



Fig. 118. Usnea florida $\left(\frac{1}{1}\right)$.

derselbe Bau des kreisförmigen Thallusquerschnittes wieder: aussen eine dichte Rinde, dann ein lockeres Mark mit peripherischer Gonidienschicht, in der Mitte ein verdichteter Centralstrang. Fig. 118 ist ein Habitusbild von Usnea florida. Die tellerförmig flachen Apothecien sind auch bei dieser Flechte subterminal; unter den pfriemenförmigen Zweigspitzen, welche die Frucht involucrumartig umgeben, ist eine die Verlängerung der relativen Hauptachse, die das Apothecium trägt, die übrigen haben den morphologischen Werth von Adventivästen. Auch der sich normal dichotom theilende vegetative Thallus trägt gewöhnlich

zahlreiche kurze Adventivzweige, die meist endogen unter der Rinde, seltener aus der Rinde selbst entspringen und ohne Zweifel der Pflanze durch Vergrösserung der assimilirenden Fläche von Nutzen sind. Da auch die endogen entstandenen Adventiväste meines Erachtens mit Soredien nichts zu thun haben, so halte ich die Bezeichnung derselben als Soredialäste nicht für zweckmässig.

In Usnea erreicht der Typus der Parmelieen seinen Höhepunkt. Die gewaltige Steigerung, die der Thallus von Lecanora subfusca bis hierher erfahren hat, giebt Anlass zu einem Rückblick auf die analog fortschreitende Ausgestaltung und Differenzirung des Thallus bei den Baeomyceen. Diese Analogie ist in biologischer Richtung eine weitgehende, um so geringer aber in rein morphologischer. Denn bei den Lecideaceen waren die grossen Thallusformen sämmtlich secundärer Art, d. h. sie waren homolog einem fortentwickelten Fuss des Apotheciums. Bei Ramalina, Parmelia, Evernia, Usnea dagegen haben wir es immer nur mit primären Thallusgebilden zu thun, die Früchte sitzen auf denselben, ohne dass es der Fuss zu einer geförderten Entwickelung bringt; und höchstens das bei den Lecideaceen nicht vorkommende Thallusgehäuse des Apotheciums könnte bei Lecanora, Parmelia u. s. w. als eine, wenn auch morphologisch sehr unvollkommene secundäre Thallusbildung aufgefasst werden. Die grosse Laubfläche einer Parmelia Acetabulum oder hottentotta ist doch nur eine weiter entwickelte primäre Thalluskruste, von der sich auch der Usnea-Typus ableiten lässt. So ergiebt die vergleichende Morphologie der beiden grossen Gruppen, trotz der ähnlichen Gestalten, die sie um des physiologischen Principes der Oberflächenvergrösserung willen hervorbringen, doch eine tiefgehende Verschiedenheit in Bezug auf den phylogenetischen Weg, durch welchen dies Ziel erreicht ward.

d) Acarosporeen.

Wohl zum ersten Male wird hier der Versuch gemacht, die zu den Parmeliaceen gehörigen myriosporen Flechten in eine Gruppe zusammenzufassen. Diese Gruppe würde ihren Ausgangspunkt besitzen in der bei den Lecideaceen (vergl. die vorige Abhandlung)

besprochenen Flechtengattung Biatoridium und dem homologen Pilzgenus Biatorella. Alle hierher zu rechnenden Flechten sind ausgezeichnet durch die äusserst kleinen, farblosen, einzelligen Sporen, die in ungeheurer Anzahl in einem Ascus gebildet werden. Es ist vielleicht der auffallendste von allen Sporentypen. Dass er bereits in der Pilzfamilie der Patellariaceen entstand, beweist Biatorella, von der man wohl annehmen darf, dass sie aus einem Scheibenpilze mit acht einzelligen Sporen entstanden ist. Nun wäre die Hauptfrage: darf man annehmen, dass dieser myriospore Typus mehrfach entstanden ist? Bejahen wir diese Frage, wozu, wie ich glaube, durch Heterina tortuosa Anlass gegeben wird, so könnte die Berechtigung einer Gruppe der Acarosporeen zweifelhaft erscheinen; dann könnte man annehmen, dass die Gattung Acarospora, mit der Maronea wohl vereinigt werden könnte, aus Lecanora entstanden ist, dass Anzia sich aus Parmelia, Thelocarpon sich aus Pertusaria durch Uebergang 8sporiger Schläuche in myriospore umgebildet hat. Dann würden diese Genera wohl eine analoge, aber keine homologe Bildung darstellen. Unter dem Eindruck solcher Empfindungen hat man bisher auch offenbar die hier zur Frage stehenden Gattungen in ganz verschiedene Flechtengruppen vertheilt, ohne freilich der soeben vorgetragenen Argumente sich dabei bewusst zu sein, wenigstens sind dieselben nirgends ausgesprochen worden.

Wenn ich trotzdem, und die Möglichkeit zugebend, dass die myriosporen Schläuche nur Analogiegebilde sind, mich dahin neige, sie in den hier aufgeführten Gattungen als homologe Bildungen zu deuten, so werde ich dazu namentlich durch den Umstand veranlasst, dass der morphologischen Verknüpfung dieser Gattungen keinerlei Hindernisse im Wege stehen, denn der Weg von Biatoridium durch Acarospora zu Anzia ist meines Erachtens nicht weiter als der von Biatora durch Lecanora zu Parmelia oder von Buellia durch Rinodina zu Physcia oder von Callopisma durch Placodium zu Xanthoria; und doch bin ich der Meinung, dass in allen diesen Fällen phylogenetische Parallelreihen aufsteigender Entwickelung des Thallus vorliegen, deren Glieder durch identische Sporenbildung wie durch einen rothen Faden verknüpft werden. Unter allen diesen Typen scheint mir aber der myriospore der singulärste zu sein, darum möchte ich einen

phylogenetischen Zusammenhang des grösseren Theils der ihm angehörenden Flechtenformen annehmen. Dadurch ist es selbstverständlich nicht ausgeschlossen, dass, wenn in einer phylogenetischen Entwickelungsreihe ein bestimmter Sporentypus herrscht, derselbe nicht auch ein zweites Mal unabhängig entstanden sein kann; und dieser Fall dürfte für die myriosporen Schläuche bei Heterina, vielleicht auch bei Thelocarpon vorliegen.

15. *Acarospora.*

In Fig. 119, *I* ist ein kleines Stück einer sterilen Thalluskruste der felsbewohnenden A. glaucocarpa f. percaena gezeichnet. Dieser Thallus setzt sich zusammen aus mehr weniger isolirten



Fig. 119. Acarospora glaucocarpa. *I* sterile Form $\left(\frac{3}{1}\right)$. *II* fertile Form $\left(\frac{3}{1}\right)$.



Fig 120. Acarospora (Glypholecia) scabra $\left(\frac{6}{1}\right)$.

blätterigen Schuppen. In Fig. 119, *II* ist eine fertile Form, f. conspersa, derselben Species dargestellt. Die mit lecanorinem Rande versehenen Apothecien sind dunkel, die sterilen Thallusschuppen hell gehalten. Man sieht, dass die Oberfläche einzelner Schuppen sich ganz in eine Hymenialfläche verwandelt hat, so dass die Schuppe von der Apotheciumbildung gleichsam aufgezehrt worden ist.

Fig. 120 ist eine Abbildung von A. scabra oder rhagadiosa, auf die man wegen der durch Einschaltung von Zwischengewebe getheilten Scheibenfrüchte das Genus Glypholecia gegründet hat. Die Flechte erinnert nicht nur durch ihre Früchte an manche Arten von Umbilicaria, sondern auch dadurch, dass die Thallusschuppen mit einem Nabel am Substrate befestigt sind.

16. *Anzia.*

Die nordamerikanische Anzia colpodes besitzt einen laubartigen, fein zertheilten, wie viele Parmelien centrifugal und dem Substrat angeschmiegt wachsenden Thallus; in Fig. 121 ist ein randständiger Ausschnitt aus einem solchen Thallus mit grösseren und kleineren Apothecien gezeichnet, in Fig. 122, *I* ein Längsschnitt durch die Spitze eines Zipfels aus dem Thallusrande. Derselbe zeigt eine hornartig dicht gefügte Rinde der Oberseite, darunter die Gonidienschicht, unter dieser ein lockeres Mark aus dünnen Hyphen geflochten. An Stelle einer Rinde der Unterseite entwickelt sich aber hier ein schwammiges, lockeres Flechtwerk sehr dicker und dabei ganz kurzzelliger Hyphen, die vielfach netzartig mit-



Fig. 121. *Anzia colpodes $\left(\frac{1}{1}\right)$.

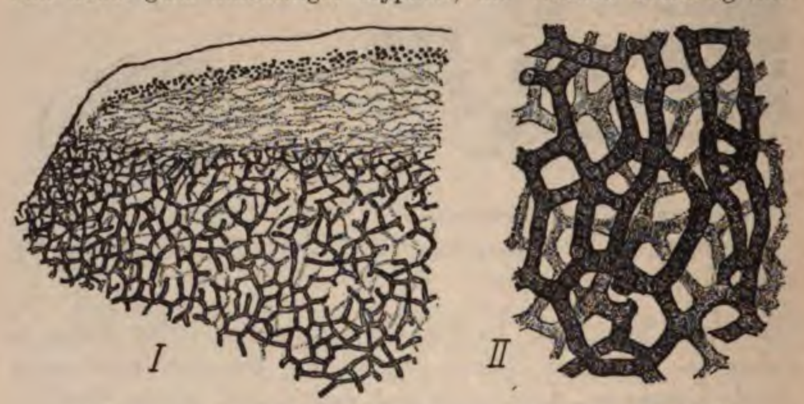


Fig. 122. *Anzia colpodes. *I* Schnitt durch den Thallusrand $\left(\frac{45}{1}\right)$. *II* Anastomosirendes Fasergeflecht der Unterseite $\left(\frac{200}{1}\right)$.

einander anastomosoiren (Fig. 122, *II*). Eine solche Bildung ist mir von keiner anderen Flechte bekannt, am nächsten kommt ihr der sogenannte Hypothallus von Parmeliella und Pannaria.

17. *Thelocarpon.*

Der Anschluss von Thelocarpon an Acarospora bereitet einige Schwierigkeit, und ich gestehe, dass ich ihn nicht ohne

Zweifel vollziehe. Die Gattung wird von Körber zu den Pertusarieen, von Nylander zu den Verrucariaceen gestellt, und es lässt sich nicht leugnen, dass die Form der Früchte mit derjenigen der letzteren übereinstimmt. Bei der Betrachtung von Thelocarpon habe auch ich mich des Gedankens nicht zu erwehren vermocht, dass die myriosporen Asci phylogenetisch mehrfach entstanden sind. Dennoch muss wieder anerkannt werden, dass, wenn wir Thelocarpon von Biatoridium ableiten — und das muss unter allen Umständen geschehen, wollen wir sie nicht von den Acarosporeen ausschliessen — dann der Schritt in der Umgestaltung der Fruchtform von Biatoridium in die von Thelocarpon relativ nicht grösser erscheint, als der Schritt vom Apothecium der Pertusaria protuberans zu dem der P. communis.



Fig. 123.

Thelocarpon Laureri. *I* Habitus $\left(\frac{10}{1}\right)$. *II* Durchschnitt $\left(\frac{100}{1}\right)$.

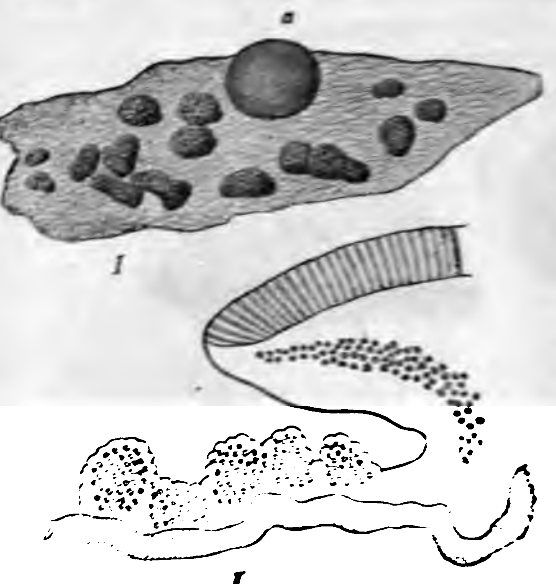
Fig. 123 ist eine Habituszeichnung, *II* ein Durchschnitt von Thelocarpon Laureri, auf dem Hirnschnitt eines alten Baumstumpfes wachsend. Die Gonidien waren zwischen die verwitterten Holzfasern eingedrungen, der Thallus ist fast ganz davon erfüllt.

e) Theloschisteen.

Die Theloschisteen sind eine im morphologischen Aufbau des Thallus den Parmelieen parallele Flechtenfamilie, welche durch typisch mehr weniger orangegelbe Färbung sowie durch eigenthümliche farblose, zweizellige Sporen, die zu acht im Schlauche liegen, ausgezeichnet ist; nur bei Candelaria, die ich auch hierher rechnen möchte, finden sich in einem Schlauche 24—32 Sporen. Die eigenartige Gestalt der Theloschisteen-Sporen findet man abgebildet in Körber, Syst. lich. Germ., Taf. II, Fig. 1 und 2.

18. *Callopisma.*

Den unvollkommensten Typus der Familie bildet die Gattung Callopisma. In Fig. 124, *I* ist C. sinapispermum gezeichnet, das einen spinnwebigen Thallus besitzt, ähnlich wie Biatora uliginosa (vergl. diese Abhandl., p. 90, Fig. 25). Ein halb verwestes Moosblatt sieht man netzartig übersponnen von den sich in grosser Regelmässigkeit über dasselbe ausbreitenden Hyphen; diesem Mycelium sind vereinzelte Gonidienklumpen aufgelagert, die von den Hyphen durchwuchert und umsponnen werden. Bei *a* befindet sich ein noch junges Apothecium, dasselbe entspringt lediglich an den Hyphen und enthält in seinem Gehäuse keine Gonidien, es ist biatorin gebaut.



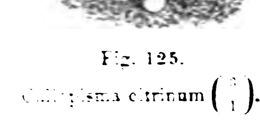


Fig. 124. *I* Callopisma sinapispermum, bei *a* ein junges Apothecium ([illegible]). *II* Durchschnitt von Thallus und Fruchtrand des C. aurantiacum ([illegible]).

Fig. 125. Callopisma citrinum ($\frac{3}{1}$).

Andere Arten von Callopisma besitzen eine continuirlich von Gonidien durchsetzte Thalluskruste und lecanorine Früchte, wie die beiden rindebewohnenden, einander sehr ähnlichen C. aurantiacum und C. citrinum; von ersterer ist ein Durchschnitt gezeichnet in Fig. 124, *II*, von letzterer ein Habitusbild in Fig. 125.

19. *Placodium.*

Placodium steht Callopisma sehr nahe und ist mit demselben durch Uebergänge verbunden, es unterscheidet sich nur durch den circumscripten, laubartig-centrifugal wachsenden, dem Substrate angeschmiegten Thallus. Die typische, sehr verbreitete Art ist Pl. murorum, von der Fig. 126 eine Abbildung giebt.

20. *Xanthoria.*

Die Gattung Xanthoria verhält sich im Habitus und anatomischen Bau des Thallus zu Placodium wie Parmelia zu Lecanora. X. parietina ist eine richtige Laubflechte, sie ist so verbreitet und so allgemein bekannt, dass eine bildliche Darstellung derselben mir überflüssig zu sein schien.

21. *Theloschistes.*

Theloschistes bildet in seiner Strauchform den phylo-



Fig. 126.
Placodium murorum $\left(\frac{1}{1}\right)$.



Fig. 127.
Theloschistes flavicans $\left(\frac{2}{1}\right)$.

genetischen Abschluss der Familie nach oben. In Fig. 127 ist ein Habitusbild von Th. flavicans wiedergegeben. Der mit der Basis an einem Baumzweige haftende Thallus wächst unter reichlicher Verzweigung aufrecht oder doch aufsteigend, die Apothecien stehen seitlich unterhalb der Endigungen der Zweige wie bei Alectoria und Usnea; ein aufrechter Ast ist daher morphologisch gleichwerthig einem horizontalen Thalluslappen von Placodium und Xanthoria. Der anatomische Bau dieser Flechte wurde von Schwendener (l. c., I, S. 158) beschrieben; aus

seiner Darstellung geht hervor, dass im Innern des Markes verdichtete Stränge zur Ausbildung gelangen, wie bei so vielen anderen Strauchflechten.

f) Physcieen.

Die Physcieen bilden eine gleichfalls den Parmelieen parallel entwickelte Familie, die durch zweizellige, braune Sporen charakterisirt ist. Auch sie steigt von lecideinen Typen stufenweise zu laubartigen und selbst strauchartigen Formen empor. Ihre unterste Stufe wird von der bei den Lecideen behandelten Gattung Buellia gebildet.

Die Gattungen Physcia und Anaptychia entsprechen Parmelia und Evernia. Nachdem schon von älteren Lichenologen mehrfach auf die engen Beziehungen aller hierher zu rechnenden Gattungen hingewiesen war (vergl. z. B.: Th. Fries, Lichen. Scand. I, S. 192 ff.; Tuckerman, Gen. Lichen., S. 87, 105, 123, 184), hat zum ersten Male Wainio alle diese Flechten unter dem Namen der Buellieen in eine systematische Gruppe vereinigt (vergl. Lich. d. Brésil. I, S. 127). Obwohl der Name der Physcieen der ältere ist, so ist er doch in der hier benutzten Ausdehnung nicht angewendet worden und kann in diesem Sinne der Name Buellieen unbedingt die Priorität beanspruchen; nach der Analogie mit den Parmelieen und Theloschisteen wäre freilich das Wort Physcieen vorzuziehen, das hier aus dem Grunde gebraucht worden ist, weil Buellia schon in dem voraufgehenden Abschnitte besprochen wurde.

Ich gehe zu Beispielen der hierher gehörigen Flechten über.

22. *Rinodina.*

Die Gattung Rinodina entspricht dem Genus Lecanora unter den Parmelieen, es sind Krustenflechten mit Gonidien im Gehäuse der Frucht. In Fig. 128, *I* ist ein Stück der gleichförmig körnigen Kruste von R. caesiella gezeichnet, in *II* ein Durchschnitt des Apotheciums. *III* ist der Rand eines fertilen Thallus von R. oreina, die Flechte erinnert an Placodium. Der fortwachsende Rand des Thallus zerklüftet sich in circumscripte, centrifugale Lappen, die sich weiter nach innen in zahlreiche kleine Felder theilen, in deren jedem ein Apothecium entsteht.

Durch das intercalare Wachsthum der Hymenialscheibe wird das anfangs sehr breite Thallusgehäuse zuletzt auf eine schmale Randzone eingeengt, das Thallusfeld von dem sich entwickelnden Apothecium gleichsam aufgezehrt.



Fig. 128. *I* Rinodina caesiella $\left(\frac{6}{1}\right)$. *II* Durchschnitt einer Frucht $\left(\frac{50}{1}\right)$. *III* R. oreina $\left(\frac{3}{1}\right)$.

23. *Physcia.*

In Fig. 129, *I* ist Physcia caesia, auf einer Schieferplatte wachsend, abgebildet; der dem Substrat auf das Engste angeschmiegte Thallus erinnert an Parmelia encausta, wenn wir von

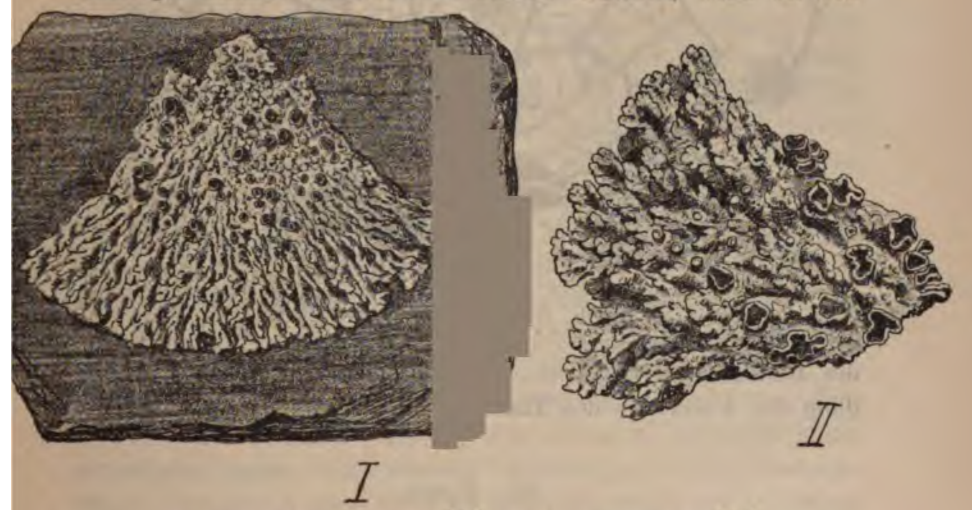


Fig. 129. *I* Physcia caesia $\left(\frac{1}{1}\right)$. *II* Ph. pulverulenta $\left(\frac{1}{1}\right)$.

den feinen Aesten des Mittelfeldes, die bei jener Art sich finden, absehen. Ph. caesia erinnert aber auch an den Habitus der Placodien. Ein mehr laubflechtenartiges Aussehen zeigt die an Baumrinden überall häufige Ph. pulverulenta (Fig. 129, *II*).

24. *Anaptychia.*

Anaptychia ist mit Physcia sehr nahe verwandt und durch Uebergangsformen verbunden. Die frei in die Luft sich erhebenden Aeste nähern sich der Strauchform, doch bleiben sie auch in den extremen Arten immer dorsiventral gebaut. Die schöne, bei uns allgemein verbreitete A. ciliaris sowie die in Fig. 130 abgebildete A. leucomelas sind ausgezeichnet durch lange, randständige Wimpern des Thallus, welche aus der Rinde



Fig. 130. Anaptychia leucomelas $\left(\frac{1}{1}\right)$.

des Randes hervorwachsen, während eine continuirliche Berindung der Unterseite des Thallus fehlt.

25. *Pyxine.*

Das tropische Genus Pyxine bildet eine Parallelgattung zu Physcia, die man an die unvollkommensten Arten dieser oder an Rinodina anschliessen kann. Pyxine ist ausgezeichnet durch lecideine Apothecien, deren Gehäuse die Gonidien fehlen, mit schwarzem Hypothecium. Die Ausbildung des Thallus entspricht

etwa derjenigen von Ph. pulverulenta, wie die in Fig. 131 abgebildete P. Cocoes zeigt. Es besitzt diese Gattung darum ein vergleichend morphologisches Interesse, weil nicht daran gezweifelt werden kann, dass ihre Apothecien aus typisch lecanorinen entstanden sind, zumal man im Gehäuse ganz junger Früchte auch Gonidien findet, die später verschwinden. Die Frucht ist also eine Rückschlagsform und zeigt, dass man das einfacher gebaute Apothecium nicht unter allen Umständen als das ursprünglichere ansehen darf.



Fig. 131.
*Pyxine Cocoes $\left(\frac{1}{1}\right)$.

g) Umbilicarieen.

Die Familie der Umbilicarieen hat hinsichtlich ihrer Stellung den Systematikern darum Schwierigkeiten bereitet, weil man wegen der laubartigen Ausbreitung des Thallus vermeinte, sie an Physcia oder an Parmelia anschliessen zu müssen. Insbesondere wurde die Section Omphalaria dieser letzteren Gattung (P. hottentotta, arizonica) als Brücke zu den Umbilicarieen betrachtet, weil bei ihnen der flache Thalluskörper nur mit einer nabelartigen Haftscheibe befestigt ist. Allein wenn man erwägt, dass eine solche Befestigung des Thallus auch bei ganz anderen Flechten vorkommt (Acarospora (Glypholecia), Endocarpon, von denen namentlich die letztere doch sicher in einen anderen Verwandtschaftskreis gehört), so muss diese Befestigungsart des Thallus als eine mehrfach hervortretende morphologische Analogie von untergeordneter Bedeutung erscheinen; und was den Charakter der Laubflechten als solchen anlangt, so hat nach der hier vertretenen Auffassung sich dieser zu so vielen Malen in verschiedenen, von einander unabhängigen Entwickelungsreihen wiederholt, dass derselbe gleichfalls nicht als ausschlaggebend angesehen werden darf, sobald andere Momente vorhanden sind, die mit Bestimmtheit auf einen phylogenetischen Zusammenhang in ganz anderer Richtung hindeuten.

Ich bin der Meinung, dass die Bildung des Apotheciums die Zugehörigkeit der Umbilicarieen zu den Parmeliaceen aus-

schliesst und dieselben zu den Lecideaceen verweist; wenn sie hier unter den Parmeliaceen besprochen werden, so war das nach der gewählten Disposition nöthig, da Tuckerman sie zu dieser Tribus zählt.

Ich trage um so weniger Bedenken, die Umbilicarieen unmittelbar und namentlich ohne Vermittelung irgend einer Parmeliaceengattung von den Lecideen abzuleiten, weil die Lecideengattung, welche den phylogenetischen Keim von Umbilicaria einschliesst, mir ganz klar zu sein scheint: es ist die Gattung Psora, und verweise ich speciell auf die früher mitgetheilte Skizze von Psora globifera (vergl. Fig. 33, S. 97).

In Uebereinstimmung mit Tuckerman werde ich alle zu dieser Familie gehörige Flechten in das eine Genus Umbilicaria zusammenziehen, während die meisten Lichenologen eine zweite Gattung, Gyrophora, unterscheiden, denen Nylander noch als dritte Dermatiscum hinzufügt.

26. *Umbilicaria.*

In Fig. 132 ist ein kleines Exemplar von Umbilicaria pustulata gezeichnet. Der an Felswänden wachsende, flach über das Substrat gebreitete Thallus ist im Centrum der Unterseite mit einem Nabel befestigt; die Flechte erreicht einen Durchmesser von mehr als 15 Centimeter und fällt auf durch mehr weniger zahlreiche, blasige Auftreibungen des Thallus, die auf der Unterseite als Höhlungen erscheinen. Die kleinen, schwarzen lecideinen Apothecien finden sich vorwiegend in der Nähe des Randes, jeder Schlauch reift nur eine grosse, mauerförmig vielzellige, braune Spore; auf dies Merkmal hin unterscheidet man die Umbilicarien im engeren Sinne von den Gyrophoren, die typisch acht einzellige, farblose Sporen im Schlauch enthalten.



Fig. 132. Umbilicaria pustulata $\left(\frac{1}{1}\right)$.

Den anatomischen Bau von U. pustulata hat Schwendener (l. c. II, S. 179) beschrieben und auf Taf. VIII, Fig. 15 abge-

bildet; ich finde, dass diese Darstellung eine ziemlich weitgehende Uebereinstimmung mit dem Bau des Thallus von Psora globifera aufweist.

Fig. 133, *I* ist eine Zeichnung von U. (Gyrophora) vellea mit zahlreichen Apothecien. Ueber den anatomischen Bau der Flechte vergl. Schwendener, l. c. II, S. 182 sowie Taf. X, Fig. 13. Die Frucht, welche als rillig-gefaltet beschrieben wird, hat Krabbe[1]) entwickelungsgeschichtlich untersucht. Danach entsteht die Anlage derselben im unteren Theile der Gonidienschicht, um später die Rinde des Thallus zu durchwachsen. Es differenzirt sich ausser einem peripherischen, lecideinen Gehäuse ein centrales Gewebe im jungen Apothecium, welches steril bleibt, so dass das Hymenium eine ringförmige Gestalt erhält. Diese ringförmige Schlauchschicht wächst intercalar in die Breite, und dann sondert sich in ihrem Innern auf's Neue ein Excipulum-artiges, steriles Gewebe aus, durch welches der ursprünglich einfache, fertile Ring in einen concentrischen Doppelring gesondert wird. Indem sich innerhalb beider concentrischer Zonen diese Vorgänge wiederholen, wird der Theilungsprocess des Hymeniums immer weiter fortgesetzt,



Fig. 133. *I* Umbilicaria vellea $\left(\frac{1}{1}\right)$. *II* Frucht von U. proboscoidea, schwach vergrössert. *III* Rasen von U. microphylla $\left(\frac{1}{1}\right)$. *IV* ein fertiles Exemplar der letzteren $\left(\frac{5}{1}\right)$. [*II* nach Tulasne copirt.]

1) Botan. Zeitung 1882, No. 5 ff.

schliesslich kommen allerlei Unregelmässigkeiten dadurch zu Stande, dass die Schlauchschicht an manchen Stellen der concentrischen Zonen abstirbt, oder dass die Trennungsschicht sich nicht immer als geschlossener Ring entwickelt, sondern hier und da Unterbrechungen zeigt. — Ein solches unterbrochen-gyröses Apothecium von U. proboscoidea ist in Fig. 133, *II* dargestellt.

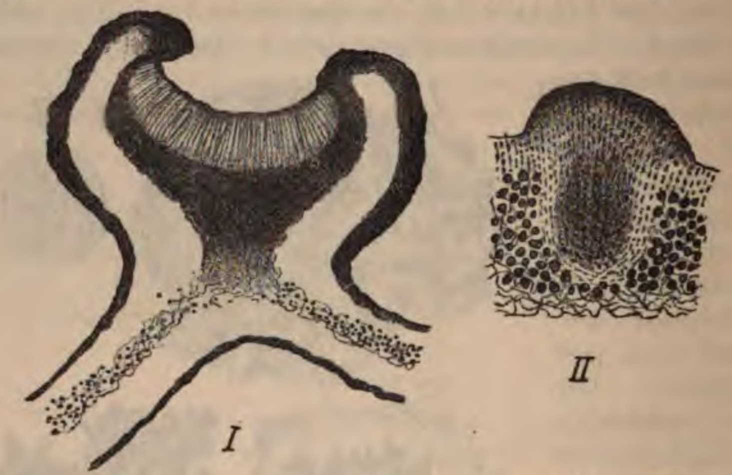


Fig. 134. Umbilicaria microphylla. *I* Durchschnitt von Frucht und Thallus $\left(\frac{70}{1}\right)$. *II* Durchschnitt einer jungen Fruchtanlage $\left(\frac{200}{1}\right)$.

Eine von der typischen etwas abweichende Gestalt besitzt U. microphylla. In Fig. 133, *III* ist ein an einem Felsstück sitzender dichter Rasen dieser Flechte gezeichnet; *IV* ist ein einzelnes Exemplar, etwas vergrössert. Hier sind die Früchte wieder einfach lecideine Scheiben. Fig. 134, *I* stellt einen Durchschnitt dar durch Thallus und Apothecium. Der Thallus besitzt eine relativ dünne Markschicht, die fast durchweg Gonidien enthält; man vergleiche damit die im anatomischen Bau ziemlich abweichenden, von Schwendener abgebildeten Arten. Fig. 134, *II* ist eine junge Apotheciumanlage, die grosse Aehnlichkeit mit der Fruchtanlage von Psora besitzt.



Fig. 135.
*Umbilicaria Thunbergi $\left(\frac{1}{1}\right)$.

Endlich wurde in Fig. 135 ein Habitusbild der schwefelgelben, am Cap der guten Hoffnung wachsenden U. Thunbergi wiedergegeben.

Fig. 136, *I* ist ein Durchschnitt des Thallus der gleichen Art; *II* ein Durchschnitt durch ein unmittelbar am Rande sitzendes Apothecium. Auf diese Species hat Nylander sein Genus Dermatiscum gegründet, indem er das Apothecium als lecanorin bezeichnet. In der That sieht man einige Gonidien unter dem Hypothecium der Frucht, allein auf den Durchschnitten anderer Apothecien wurden dieselben vermisst, und scheint mir dies



Fig. 136. *Umbilicaria Thunbergi. *I* Durchschnitt des Thallus $\left(\frac{100}{1}\right)$. *II* Durchschnitt der Frucht $\left(\frac{50}{1}\right)$.

Merkmal für eine generische Trennung schon wegen seiner Inconstanz doch zu unwesentlich. Irgend ein verwandtschaftlicher Zusammenhang mit Parmelia wird aber durch diese Gonidien unterhalb des Hymeniums gewiss nicht hergestellt.

Die im Vorstehenden besprochenen Gruppen der Parmeliaceen sind sämmtlich dadurch charakterisirt, dass sie nur grüne Gonidien besitzen, die in der überwältigenden Mehrzahl zum Protococcustypus gehören. Zu ihnen treten in einen Gegensatz die nachstehenden Gruppen oder Familien, in welchen Gonidien von blaugrüner Farbe vorherrschen.

Es ist nicht ganz leicht, über die vergleichend morphologischen Beziehungen dieser beiden Hauptabtheilungen der Parmeliaceen ins klare zu kommen, und manche Zweifel bleiben

bestehen, wir mögen eine Anordnung treffen, welche wir wollen. Der morphologische Werth der Gonidienfarbe, oder, wenn man den Ausdruck vorzieht, der Zugehörigkeit der Gonidien zu den Cyanophyceen oder zu den Chlorophyceen, bleibt bei dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse ein unsicherer. Nur das eine steht unbedingt fest: man darf die Gonidienfarbe nicht zum alleinigen Princip einer Scheidung der Parmeliaceen in zwei grosse Subtribus erheben, wobei die grünen Sticten, Peltigeren, Nephromen u. s. w. in die eine, die blaugrünen Arten der gleichen Gattungen in die andere Subtribus verwiesen werden müssten. Eine solche Eintheilung würde jeden phylogenetischen Werth verlieren, denn jeder vorurtheilslose Morphologe muss zu dem Ergebniss gelangen, dass die Gonidienfarbe kaum als ausreichend zu erachten ist, jene Gattungen zu spalten. Machte man die Gonidien zum Haupteintheilungsprincip, so müssten die blaugrünen Arten der genannten Gattungen als analoge Bildungen zu den grünen angesehen werden, eine Analogie, die in dieser Congruenz beispiellos unter allen Organismen dastehen würde, und die alle Wahrscheinlichkeit gegen sich hat.

Auf der anderen Seite würde ein radicales Verfahren in entgegengesetzter Richtung gleichfalls nicht gerechtfertigt sein. Wollte man der Beschaffenheit der Gonidien gar keinen systematischen Werth beimessen, so würde man dahin gelangen, einen grossen Theil der bisher noch nicht besprochenen Genera aufzugeben und in andere einzureihen. Indessen wäre es nicht zu billigen, wollte man verschiedene Collema und Leptogium-Arten zu Parmelia, wollte man Pannaria zu Lecanora oder Pannularia zu Lecidea, endlich gar Thermutis zu Coenogonium stellen. Man gewinnt beim Durchmustern der einzelnen Formen die Ueberzeugung, dass die mit blaugrünen Gonidien ausgerüsteten Flechten im Grossen und Ganzen phylogenetisch selbstständige Gruppen und Entwickelungsreihen darstellen, und nur das Vorkommen grüner Gonidien bei Arten, die unzweifelhaft in diese Gruppen gehören, erweckt Zweifel über den Anschluss derselben an die übrigen Flechten. Nach dieser Vorbemerkung gehe ich zur Besprechung der Gruppen über, die man meines Erachtens unter diesen Flechten unterscheiden muss, und ich möchte nur noch darauf hinweisen, dass die

Consortien in Bezug auf die einmal eingegangene Verbindung zwischen einer bestimmten Pilzform und einer bestimmten Alge einen gewissen, zum Theil bedeutenden Grad phylogenetischer Stabilität aufweisen. Dann tritt aber in der morphologischen Reihe gelegentlich eine Form auf, deren Hyphen durch irgend eine Abänderung die Fähigkeit erlangt haben, auch mit einer ganz anderen Alge ein Consortium zu bilden, ja dies neue Consortium erweist sich für diese besondere Form als das günstigere, und ehe das Optimum der Anpassung erreicht ist, geht die gedachte Flechte nur noch mit der neuen Alge Consortien ein. So kann man sich die Entstehung von Arten mit grünen Gonidien in Entwickelungsreihen mit blaugrünen Gonidien vorstellen.

Kommen in einer morphologischen Reihe Flechten mit beiderlei Gonidien vor, so muss man sich natürlich fragen, welche Form die ältere, die ursprüngliche, und welche die jüngere, die abgeleitete ist: und die Antwort auf diese Frage wird je nach den Umständen mehr oder weniger unsicher ausfallen.

Bei der Discussion dieser immer wieder hervortretenden Frage — denn von einer Entscheidung derselben kann leider noch nicht die Rede sein — habe ich mich bemüht, möglichst viele morphologische Momente zu berücksichtigen unter consequentem Festhalten des in der ganzen Arbeit durchgeführten Gedankens, dass die ihrem Thallus nach höher organisirten Flechten in polyphyletischen Entwickelungsreihen unter Hervorbringung zahlreicher Analogien aus den einfacheren Formen entstanden sind.

h) Lichineen.

Ich beginne die Besprechung der Flechten mit typisch blaugrünen Gonidien mit der kleinen, aber ziemlich scharf abgegrenzten Gruppe der Lichineen. Dieselben sind charakterisirt durch ihre zur Algenfamilie der Rivulariaceen gehörigen Gonidien sowie durch die übereinstimmend krugförmigen Apothecien, welche morphologisch denen von Pertusaria communis entsprechen; darum werden die Lichineen auch durchweg von den Systematikern den Discolichenen, nicht aber den Pyrenolichenen zugesellt. In Bezug auf die Gestaltung des Thallus giebt sich auch in dieser

Gruppe eine aufsteigende Reihe zu erkennen, die, mit Krustenformen beginnend, zu Strauchformen hinführt.

27. *Calothricopsis.*

Calothricopsis insignis wurde von Wainio (l. c. II, S. 243) an Felsen eines Flussufers in Brasilien entdeckt. Fig. 137, *I* giebt eine Darstellung des krustenförmigen Thallus; *II* ist ein

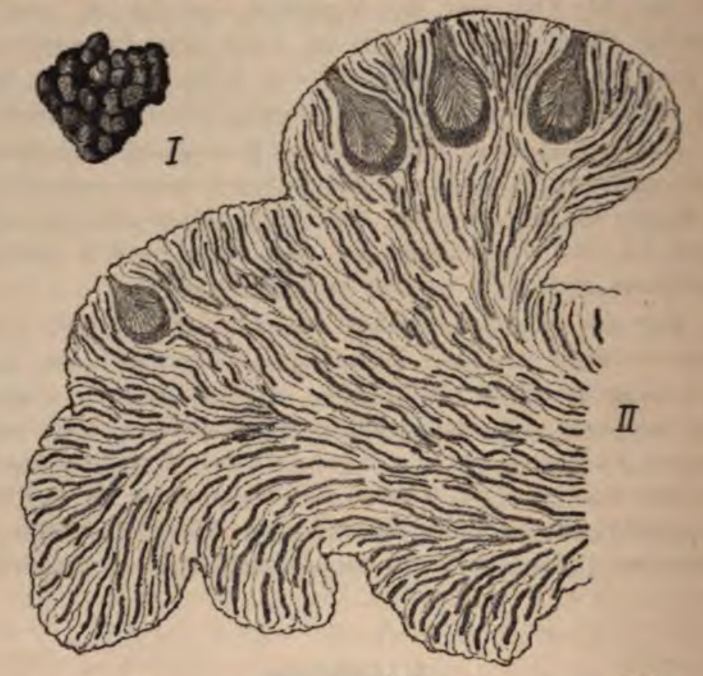


Fig. 137. *I* *Calothricopsis insignis $\left(\frac{10}{1}\right)$. *II* Durchschnitt $\left(\frac{90}{1}\right)$.

Längsschnitt, der mehrere Apothecien traf; dieselben führen achtsporige Schläuche mit einzelligen, farblosen Sporen. Die Gonidien gehören zu einer Art von Calothrix und erfüllen gleichförmig das ganze Gewebe des Thallus, so dass Mark und Rinde nicht unterschieden werden können. Die Apothecien sind dem Thallus eingesenkt und öffnen sich mit punktförmiger Mündung.

Durch die Einfachheit des morphologischen Aufbaues muss uns Calothricopsis als eine jener Flechtenformen erscheinen, die

unmittelbar aus dem Zusammentritt eines Pilzes mit einer Alge entstanden sind, oder die einem solchen Urtypus wenigstens phylogenetisch noch sehr nahe stehen. Wenn wir letzteres annehmen, so würde diese Flechtengattung sich vielleicht auch, wie Biatora und Lecidea, auf die Pilzgattung Patinella zurückführen lassen; man brauchte dann nur anzunehmen, dass die Form des Apotheciums einen ähnlichen Schritt der Umgestaltung durchgemacht habe, wie er im Verhältniss von Pertusaria bryontha zu P. communis sich zeigt (vergl. oben S. 366). Sollte dagegen der Pilz, welcher das Consortium von Calothricopsis erzeugt hat, bereits als Pilz eine urnenförmige Frucht besessen haben, so dürfte er als Genus gar nicht bekannt sein oder unter die Pyromyceten gerechnet werden. Es bedarf die Systematik der Pilze, die wir als Ahnen der Flechten anzusprechen haben, um so dringender einer Revision, als sich hierbei leicht ergeben könnte, dass die jetzt übliche Unterscheidung von Discomyceten und Pyrenomyceten nach der äusseren Fruchtform doch nur eine künstliche ist und sich bei strenger Innehaltung phylogenetischer Gesichtspunkte kaum aufrecht erhalten lässt.

28. *Lichina.*

So sicher wie Calothricopsis eine ursprüngliche, ist Lichina[1]) eine abgeleitete Flechtenform, das Ergebniss eines längeren phylogenetischen Um- und Ausbildungsprocesses, wobei ein der Assimilation vervollkommnet angepasster, strauchförmiger Thallus resultirte, der an einen Fucus im Kleinen erinnert. Dies zeigt namentlich auch die innere Structur. War dieselbe bei Calothricopsis völlig homöomer, so ist sie bei Lichina in einem Grade heteromer, wie er uns nur bei den höheren Flechtenformen begegnet.

In Fig. 138, *I* sind zwei Räschen der an Steinen der Meeresküste wachsenden Lichina pygmaea gezeichnet; *II* ist ein reichlich Apothecien tragendes Pflänzchen bei schwacher Vergrösserung. Man sieht der basalen Haftscheibe erst Warzen, dann keulen-

1) Das Genus Pterygium ist mir nur steril bekannt und bin ich darum nicht auf dasselbe eingegangen.

förmige Anfänge der Thalli entspringen, die sich später verzweigen und, anfänglich mehr weniger stielrund, sich zuletzt häufig abplatten, um an der Spitze die in kugelige Warzen von Thallusgewebe eingesenkten Apothecien zu tragen, deren Bau im Wesentlichen denen von Calothricopsis gleicht; auf die Wiedergabe eines Durchschnittes wurde verzichtet, da derselbe von Tulasne (Mémoire sur les Lichens, Taf. 9, Fig. 2 und 3) vortrefflich dargestellt worden ist.



Fig. 138. *I* Lichina pygmaea $\left(\frac{1}{1}\right)$.
II Pflanzen mit Apothecien $\left(\frac{3}{1}\right)$.
III Querschnitt des Thallus $\left(\frac{200}{1}\right)$.

Fig. 138, *III* ist ein Querschnitt des mittleren Stückes eines Thallus. Der Gegensatz zwischen Rinde und Mark tritt scharf hervor. Das Mark wird aus nahezu parallelen, pseudoparenchymatisch verwachsenen Hyphen gebildet. Die nach Bornet (l. c. II, S. 317) von Rivularia bullosa oder atra gelieferten Gonidien folgen in der Richtung ihrer Zellketten dem Verlaufe der Markfasern, so dass auch sie durch den Schnitt quer getroffen worden sind; ihre periphere Anordnung steht im Zusammenhang mit ihrer Function, nur einzelne Rivularia-Fäden finden sich bis in die Mitte des Markes hinein versprengt. — Die Gonidien von Lichina confinis gehören nach Bornet zu Calothrix scopulorum oder pulvinata[1]).

i) *Ephebeen.*

Während die Gonidien der Lichineen von den Algengattungen Calothrix und Rivularia gebildet werden, gehören diejenigen der hier als Ephebeen zusammengefassten Flechten zu den Genera Scytonema und Stigonema.

1) Vergl. hierzu auch Kny in Ber. d. Gesellsch. naturf. Freunde, 1874.

Als den einfachsten, hierher gehörigen Typus betrachte ich die folgende Gattung.

29. *Thermutis.*

Thermutis velutina (Fig. 139) bildet sammetartige, schwärzliche Polster an Felsen. Die Flechte besteht aus isolirten Fäden von Scytonema, in deren Gallertscheiden die feinen Mycelfäden wuchern; hier und da treten einzelne Hyphen rhizinenartig heraus (vergl. *III, IV* und *V*). Die scheibenförmigen Apothecien sitzen auf dem Geflecht der Consortialfäden (*II*), ihr Durchschnitt zeigt einen biatorinen Bau (*VI*); ihre Anlage geschieht dadurch, dass eine Gruppe von Hyphen nach aussen hervorbricht, ein ziemlich parallelfaseriges Knäuel bildend, an dessen Scheitel sich die Paraphysenschicht differenzirt (*Va*).

Bei dieser Flechte liegen die Verhältnisse so, dass man wohl vom Parasitismus eines Pilzes auf einer Alge sprechen könnte, ich finde aber auch kein Bedenken, den für die ungeheure Mehrheit der Flechten nothwendigen Begriff des Consortiums auf diese Form auszudehnen. Bemerkenswerth ist noch, dass das Scytonema durch den Pilz keinerlei Deformation zu erleiden scheint.

Thermutis ist eine Analogieform zu Coenogonium; aus dem ähnlichen Habitus aber einen Schluss auf Verwandtschaft der beiden Gattungen ziehen zu wollen, wäre gewiss verfehlt.

Durch die Frucht und die acht einzelligen, farblosen Sporen im Schlauch steht Thermutis dem Genus Biatora nahe. Gewiss haben beide den gleichen oder doch einen nahe verwandten phylogenetischen Ursprung, und sind beide Flechtengattungen durch Zusammentritt eines Pilzes, welcher dem Genus Patinella angehörte oder nahe stand, mit einer Alge gebildet worden.

Während die Gestalt des Thallus von Thermutis völlig durch die zugehörige Alge, ein Scytonema, bedingt wird, gilt dies nur theilweise von den nachstehenden drei Gattungen, deren gonidiales System von einem Stigonema gebildet wird. Es ist auch keineswegs unbedingt sicher, ob diese Stigonema-Flechten in die gleiche Entwickelungsreihe mit Thermutis gehören, dafür sprechen die sehr feinen, in den Gallertwänden der Zellreihen wuchernden Mycelfäden. Man kann sich aber auch vorstellen, dass aus der

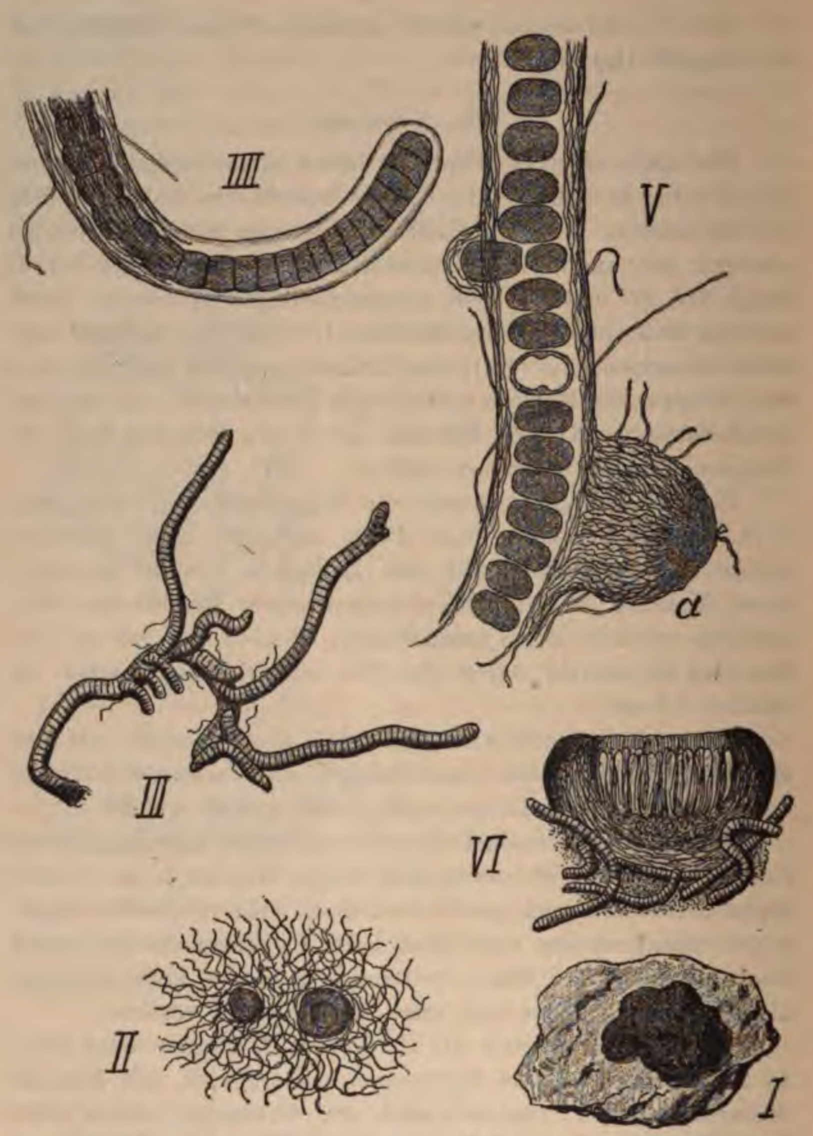


Fig. 139. Thermutis velutina. *I* Ein Rasen $\left(\frac{1}{1}\right)$. *II* Fadengeflecht mit Apothecien $\left(\frac{15}{1}\right)$. *III* Einige sterile Fäden $\left(\frac{75}{1}\right)$. *IV* Scheitel eines Fadens $\left(\frac{400}{1}\right)$. *V* Aelteres Fadenstück mit der Anlage eines Apotheciums *a* $\left(\frac{400}{1}\right)$. *VI* Durchschnitt eines Apotheciums $\left(\frac{50}{1}\right)$.

Thermutis-Form keine weiteren phylogenetischen Abkömmlinge entstanden sind, dass diese Gattung Anfang und Ende einer besonderen Entwickelung bildet; ja, es ist der Gedanke nicht ganz von der Hand zu weisen, dass Thermutis als Anfangsglied der gleichfalls Scytonema-Gonidien enthaltenden Heppien und Pannarieen anzusehen sei, wenn auch bei diesen letzteren die zugehörigen Pilzelemente manche Abweichungen darbieten. Da aber für gewöhnlich Thermutis mit Ephebe zusammengestellt wird, so habe ich sie hier bei den Ephebeen belassen. Soviel ist ja sicher, dass die verschiedenen phylogenetischen Reihen der Flechten nach den Formen mit einfachstem Thallus hin convergiren, aus ihnen ihren Ursprung nehmen; und daher werden wir uns Thermutis auch den einfachsten Pannarieen unter allen Umständen genähert denken müssen.

30. *Spilonema*[1]). *Ephebe.* *Lichenosphaeria*[2]).

Die in der Ueberschrift genannten Flechten sind sämmtlich durch eine Strauchform charakterisirt, welche an diejenige von Lichina erinnert. Ihr verzweigter Thallus besitzt ausgesprochenes Spitzenwachsthum, welches durch das Scheitelwachsthum der Stigonema-Fäden hervorgebracht wird, dem die in den Gallertwänden wuchernden Hyphen folgen, ähnlich wie das auch bei Thermutis hervortrat. Wenn auch die älteren Theile der hierher gehörigen Flechten einen viel complicirteren Bau des Thallus annehmen als bei jener Gattung, so wird doch die phylogenetische Ableitung dieser Gewebedifferenzirung von einem Consortium, das durch einen ein Stigonema parasitisch befallenden Pilz gebildet wurde, auf keinerlei Schwierigkeit stossen. Es giebt aber auch eine Flechte mit krustenförmigem Thallus und Stigonema-Gonidien, dies ist die von Wainio in Brasilien aufgefundene Pterygiopsis atra[3]). Dennoch trage ich Bedenken, diese Krustenflechte an den Anfang der Ephebeen zu stellen, weil bei den letzteren im Allgemeinen die Alge die Formung des Thallus

1) Bornet in Mémoires etc. de Cherbourg 1856.
2) Bornet, Recherchees etc. 1873.
3) Brasil. I, S. 238.

beherrscht, während bei Pterygiopsis offenbar ein Pilz in das Stigonema-Consortium eingetreten ist, der die Fäden des letzteren in eine Kruste zusammenschweisst. Indessen rechne ich

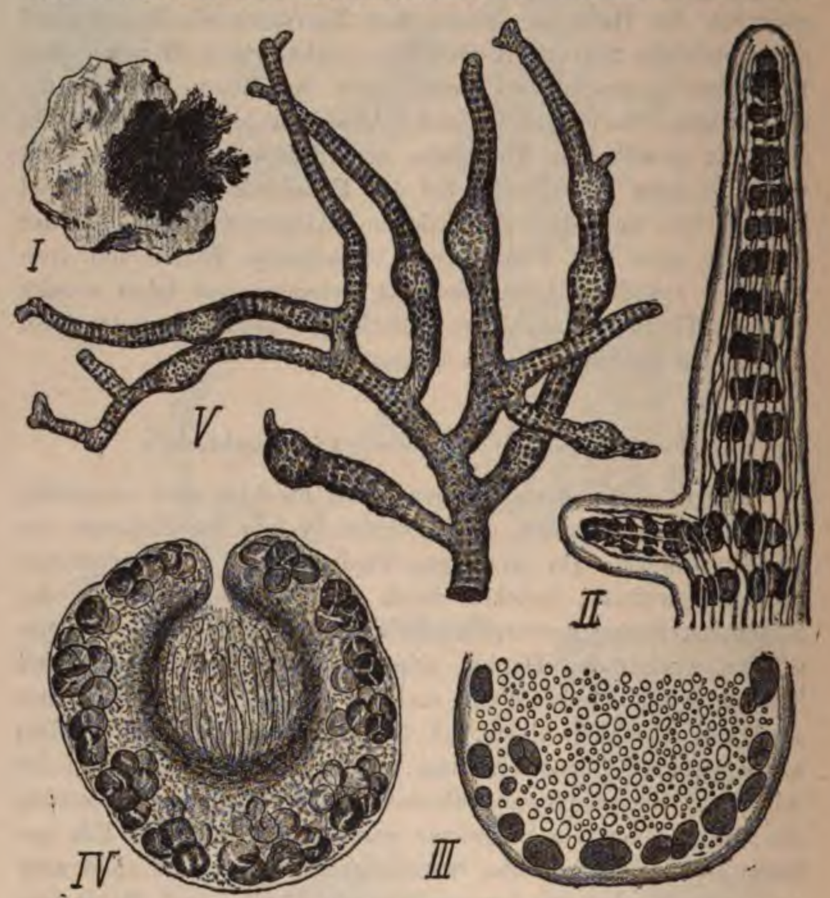


Fig. 140. *I* Ephebe pubescens $\left(\frac{1}{1}\right)$. *II* Scheitel eines verzweigten Fadens $\left(\frac{350}{1}\right)$. *III* Querschnitt eines alten Thallus $\left(\frac{350}{1}\right)$. *IV* Schnitt durch ein Apothecium $\left(\frac{350}{1}\right)$. *V* Fertiles Pflänzchen von Ephebe solida $\left(\frac{30}{1}\right)$. [*II* nach Kny, *IV* nach Bornet copirt.]

vor der Hand nichtsdestoweniger Pterygiopsis zu den Ephebeen und hebe aus Wainio's Angaben noch hervor, dass die Apothecien der Thalluskruste eingesenkt sind, eine punktförmige

Mündung besitzen und in den Schläuchen acht einzellige, farblose Sporen enthalten. Das mir zur Verfügung stehende Material war zu ungenügend, um mir aus Autopsie eine bestimmte Meinung über die Flechte bilden zu können.

Auch Spilonema und Lichenosphaeria habe ich nicht selbst untersucht, ich halte mich deshalb an die von Bornet, dem Entdecker dieser interessanten Flechten, gemachten Angaben.

Spilonema paradoxum bildet ungefähr 2 mm hohe Räschen auf Granitfelsen bei Cannes. Das Spitzenwachsthum der Aeste verhält sich nach Schwendener (Untersuch. III, Taf. 23, Fig. 22) genau wie bei Ephebe. Im älteren Thallus werden die Gonidien durch die Hyphen mehr weniger auseinander gedrängt. Die Apothecien stehen terminal, sie sind biatorin mit gewölbter Scheibe und zeigen in den Schläuchen acht einzellige Sporen.

Ein auf einem Steine gewachsener Rasen von Ephebe pubescens ist in Fig. 140, *I* gezeichnet; *II* ist die wachsende Spitze eines Zweiges, man sieht die Gallerte des Stigonema-Fadens von den fast ausschliesslich längs verlaufenden Pilzfäden durchzogen. *III* ist der Querschnitt eines ganz alten Thallus. Dies Bild zeigt auf das Deutlichste, wie die einzelnen Zellen des Stigonema durch die sich vermehrenden und in die Dicke wachsenden Hyphen auseinander gedrängt worden sind, die Hyphen haben sich vorwiegend in der Achse vermehrt und die Gonidien finden sich lediglich an der Peripherie, der Thallus ist so ausgesprochen heteromer geworden, wie nur bei irgend einer Strauchflechte, es ist daher unrichtig, wenn von den Autoren, wie das gewöhnlich geschieht, Ephebe zu den homöomeren Flechten gestellt wird. Alle Schriftsteller, die Ephebe einen homöomeren Thallus zuschreiben, haben offenbar keine älteren Thallusstücke untersucht; nur Nylander hat den Sachverhalt richtig abgebildet (Synopsis, Taf. II, Fig. 17 und 18). Die im Querschnitt getroffenen Hyphen zeigen dabei einen, an Lichina erinnernden lückenlosen Zusammenschluss und sehr stark verdickte Wände. Dass die Gonidien peripherisch angeordnet sind, steht wieder im Einklange mit dem allgemeinen Princip der anatomischen Differenzirung bei den Flechten, und wenn man einzelne derselben noch bis in die Mitte des Markes hinein versprengt findet, so begegneten wir der gleichen Erscheinung auch bei Lichina.

Die in Anschwellungen des Thallus eingebetteten Apothecien erinnern in Ausbildung und Bau an diejenigen von Lichina, so dass sich im ganzen Aufbau der beiden Flechten Aehnlichkeiten ergeben, die vielleicht über die Bedeutung blosser Analogien hinausgehen und auf Beziehungen hinweisen, die ihren Grund in einer Verwandtschaft der betreffenden flechtenbildenden Pilze haben dürften. In Fig. 139, *IV* ist der Durchschnitt eines Apotheciums von Ephebe pubescens nach Bornet's Abbildung gezeichnet worden, da mir selbst keine fertilen Exemplare dieser Flechte zur Verfügung standen. Dafür ward noch in *V* ein Thallusstück von Ephebe solida wiedergegeben mit den Anschwellungen, denen die Früchte eingesenkt sind.

Die letzte in diesen Verwandtschaftskreis gehörige Flechte, Lichenosphaeria Lenormandi aus Peru, erinnert im vegetativen Aufbau an Spilonema, unterscheidet sich aber von dieser Gattung hauptsächlich durch die angiocarpen Früchte, welche ausserhalb der Stigonema-Fäden lediglich von den Hyphen gebildet werden.

Sollten die Sphaeria-ähnlichen Früchte von Lichenosphaeria Lenormandi wirklich auf einen von dem Ephebe und Spilonema bildenden ganz verschiedenen Pilz hinweisen, so müsste diese Flechte zu den Verrucariaceen gestellt werden. Ich möchte aber doch eher glauben, dass wir in derselben einen neuen Fingerzeig dafür haben, wie zweifelhaft die natürliche Begründung einer grundsätzlichen Trennung von Discomyceten und Pyrenomyceten erscheint.

k) Pannarieen.

Im Folgenden habe ich den Pannarieen einen Umfang gegeben, der viel weiter gezogen wurde als bisher üblich war. Sie umfassen danach eine Flechtenabtheilung von grosser Ausdehnung und Vielgestaltigkeit, welche darin den Lecideaceen und Parmelieen vergleichbar wird, die sich von jenen beiden Hauptgruppen in erster Linie durch die typisch, d. h. vorherrschend blaugrünen Gonidien unterscheidet. Auch sind die morphologischen Analogien zwischen Pannarieen und Parmelieen sehr zahlreich, aber ich halte diese morphologischen Aehnlichkeiten eben für Analogien und glaube nicht, dass z. B. Sticta und Peltigera oder

Nephroma ihres laubartigen Thallus wegen phylogenetisch auf Parmelia zurückgeführt werden müssen. Doch hebe ich ausdrücklich hervor, dass ich die hier versuchte Abgrenzung der Pannarieen nur für eine provisorische halte, und dass man nach genauerem Studium aller in diesen Kreis gehörigen Flechtenformen vielleicht dahin gelangen wird, die Pannarieen in meinem Sinne in mehrere gleichwerthige Gruppen zu theilen.

Die Pannarieen umfassen Flechten mit grünen Protococcus-Gonidien sowie solche mit blaugrünen Gonidien, die den Algengattungen Scytonema und Nostoc angehören; der sogenannte Polycoccus wird im Folgenden immer zu Nostoc gerechnet werden. Die rein grünen Pannarieen sind in der Minderheit, und ich vertrete die Auffassung, dass sie phylogenetisch aus Formen mit blaugrünen Gonidien entstanden sind. Es müssen danach Flechtenkeime, d. h. die aus den Sporen hervorwachsenden Hyphen einer Art, die bis dahin blaugrüne Gonidien besass, mit Protococcus-Algen ein neues Consortium geschlossen haben. Bei dieser Annahme wird die Zurückführung von Psoroma, Sticta, Peltigera, Nephroma auf andere, namentlich weniger hoch organisirte Flechtentypen verhältnissmässig leicht. Die Schwierigkeiten, einen phylogenetischen Anschluss zu finden oder vielmehr wahrscheinlich zu machen, wachsen erheblich, sobald wir diese grünen Formen als die älteren ansehen und die blaugrünen von ihnen ableiten wollen. Dennoch könnte man versucht sein, einen bemerkenswerthen Umstand zu Gunsten einer Descendenz, z. B. der Stictinen von den grünen Sticten und so auch aller blaugrünen von grünen Flechten naher Verwandtschaft geltend zu machen. Es ist dies die von Forsell[1]) betonte Thatsache, dass wohl in sehr zahlreichen Fällen Cyanophyceen in Flechten mit grünen Gonidien einzudringen und in ihrem Thallus Cephalodien zu bilden vermögen, dass aber die Bildung rein grüner Cephalodien in blaugrünen Flechten nicht beobachtet wurde. Hätte man Grund zu der Annahme, dass die blaugrünen Flechten auf dem Wege der Cephalodienbildung entstanden wären, so würde dies Argument allerdings zu berücksichtigen sein. Da aber keine Erscheinungen bekannt sind, die dafür sprächen, da im Gegen-

1) Vergl. Forssell, Studier öfver Cephalodierna. Stockholm 1883.

theil die Cephalodien immer Organe oder Parasitennester von beschränktem Umfange bleiben, und in dem einzigen Falle, wo blaugrüne Algen in weiterer Ausbreitung im Thallus einer grünen Flechte beobachtet wurden, bei Pannaria hypnorum, doch niemals eine völlige Verdrängung der Chlorogonidien eintritt, so möchte ich den Schluss ziehen, dass der Algenwechsel sich an Phylembryonen der Sticta, Peltidea u. s. w. bei der Keimung der Sporen vollzogen hat; und wenn wir dies annehmen, so spricht keine bekannte Thatsache für die Ursprünglichkeit von Peltidea u. s. w. gegenüber Peltigera u. s. w.

Ich habe mir die Frage vorgelegt, ob bei den blaugrünen Flechten die mit Nostoc- oder die mit Scytonema-Gonidien ausgerüsteten Arten als die ursprünglicheren anzusehen sind, und bin zu dem Ergebniss gelangt, dass wahrscheinlich beide Typen nebeneinander sehr frühzeitig, wenn nicht gleichzeitig unmittelbar aus Patellariaceen, unter denen wiederum die Gattung Patinella in Betracht kommt, entstanden sein dürften. Es sprechen aber auch Thatsachen dafür, dass verschiedentlich im Laufe der Phylogenie von Pannaria und den dieser näher verwandten Gattungen ein Wechsel zwischen Scytonema und Nostoc eingetreten ist, dass diese Algen als Gonidien einander wechselseitig verdrängt haben. Was die Scytonema-Pannarieen anbetrifft, so kenne ich keine Form, die auf so einfacher Organisationsstufe stände wie Thermutis, und ich hebe es noch einmal hervor, dass man später vielleicht Thermutis als das gemeinsame Anfangsglied der Ephebeen- und der Scytonema-führenden Pannarieen anerkennen wird. Der Umstand, der mich davon abhielt, diese Verbindung anzunehmen, liegt darin, dass mir Thermutis von einer anderen Scytonema-Art gebildet zu sein scheint, als Placynthium, Heppia, Leptodendriscum u. s. w. Auch die Hyphen machen einen anderen Eindruck.

Auf der anderen Seite bin ich der Meinung, dass es sehr niedrig organisirte Nostoc-Pannarieen giebt, welche durch unmittelbaren Zusammentritt einer Patellariacee und eines Nostoc entstanden sein dürften. In diesen Formen würden wir dann ein Bindeglied zwischen den Pannarieen und der nächst zu besprechenden Familie, den Collemeen, zu erblicken haben.

31. *Placynthium* und *Leptodendriscum*.

Die beiden in der Ueberschrift genannten Flechten sind einander habituell sehr unähnlich, dennoch stelle ich sie zusammen wegen der übereinstimmenden Gonidienform und der biatorinen Früchte.

Placynthium nigrum ist gewiss eine echte Pannariee im engeren Sinne. Sie bildet Krusten auf Kalksteinen, die von dunkelfarbigen Rhizinenfasern, dem Hypothallus der Autoren, hofartig umsäumt werden. Der gewöhnlich kleinschuppige Thallus kann öfters isidienartige Auswüchse als Anfänge einer Strauchform treiben. Die durch ein kohliges Gehäuse ausgezeichneten Apothecien gleichen denen einer Lecidea, die zwei- und selbst mehrzelligen Sporen dürften darauf hindeuten, dass es keine ganz ursprüngliche Flechtenform ist, sondern dass es von einer ähnlichen Flechte abstammt, die einzellige Sporen besass.

Der anatomische Bau des Thallus ist von Bornet, der die Flechte mit der älteren Nylander'schen Bezeichnung Pannaria triptophylla var. nigra nennt, eingehend geschildert worden (vergl. Recherches sur les Gonidies I, S. 86 und Taf. 14). Es geht aus Bornet's Beschreibung hervor, dass der Thallus sehr einfach gebaut ist, dass er aus einem ungeschichteten Pseudoparenchym besteht, dem die Gonidien eingebettet sind. In seinen Recherches II, S. 315 hebt Bornet dann noch hervor, dass die Gonidien von Placynthium nigrum einer und derselben Alge angehören, die als Scytonema Kützingianum bestimmt wurde. Wegen der schönen Abbildungen Bornet's wurde hier auf Mittheilung einer Zeichnung dieser Flechte verzichtet.

Leptodendriscum delicatulum ist eine kleine strauchförmige, in dichten Rasen wachsende Flechte, die von Wainio an Baumrinde in Brasilien entdeckt wurde und die sich, abgesehen vom Habitus, durch das Fehlen der Pannaria-Rhizinen von Placynthium unterscheidet, mit dieser Flechte aber die Gonidienform und den pseudoparenchymatischen Bau des Hyphengewebes gemeinsam hat. Die genauere Beschreibung findet sich in den Lichens du Brésil I, S. 219.

In Fig. 141, *I* ist ein kleines Stück eines fertilen Rasens gezeichnet; der vielfach gabelig getheilte, fadenförmig-stielrunde

herausgebildet hat, der anders construirte, aber augenscheinlich die Anpassung an die Assimilation zur Schau tragende Thallus ist voraussichtlich das Ergebniss einer längeren Umbildung, allein es ist mir doch nicht unwahrscheinlich, dass Thermutis als unvollkommeneres Glied in diese Entwickelungsreihe gehört.

32. *Leptogidium.*

Unter dem Namen Leptogidium dendriscum werden in der Flechtenliteratur zwei ganz verschiedene Formen miteinander vereinigt. Die eine dieser Formen, welche in Irland wächst und von Hepp als Leptogium Moorei beschrieben wurde, ist nach Ausweis Hepp'scher Originalexemplare nahe verwandt mit Leptodendriscum delicatulum und müsste danach Leptod. Moorei heissen. Die andere Form hat



Fig. 142. *Leptogidium dendriscum $\left(\frac{4}{1}\right)$.



Fig. 143. Querschnitt von *Leptogidium dendriscum $\left(\frac{100}{1}\right)$.

Nylander zuerst Leptogium dendriscum genannt und dann zum Repräsentanten eines besonderen Genus Leptogidium erhoben. Dieses echte Leptogidium dendriscum ist nur aus tropischen Ländern bekannt, das in Fig. 142 gezeichnete sterile Fragment stammt von der Insel Bourbon. Man sieht, die Flechte erinnert an eine kleine Cladonia rangiferina. Der Querschnitt des Thallus zeigt eine ziemlich weitgehende histologische Differenzirung (Fig. 143). Auf eine pseudoparenchymatische, mehrschichtige Rinde folgt die Gonidienzone und dann ein relativ mächtiges, aus dicht gepackten, bald quer, bald längs verlaufenden Hyphen gebildetes Mark. Die Gonidien scheinen mir zu Scytonema zu gehören. Früchte sah ich nicht, nach Nylander's Beschreibung

müssen sie denen von Leptodendriscum ganz ähnlich sein; die Sporen sind aber einzellig.

Ich muss gestehen, ich würde weder in der Zweizelligkeit der Sporen, noch in dem einfacheren Bau des Thallus einen zwingenden Grund sehen, Leptodendriscum von Leptogidium generisch zu trennen und sähe am liebsten beide Gattungen vereinigt; hat doch z. B. Leptogium Hildebrandti mitunter eine fünf- und sechsschichtige Rinde und weichen die Arten von Leptogium doch gewiss untereinander so sehr ab wie diese zwei Flechten. Allein da ich keine Gelegenheit hatte, Apothecien von Leptogidium zu untersuchen, lasse ich es bei diesen Andeutungen bewenden.

Schliesslich möchte ich noch bemerken, dass, wenn auch Leptogidium manche Analogien zu Leptogium darbietet, mir dieselben doch keinen Schluss auf eine nähere Verwandtschaft zu gestatten scheinen. Auch zeigt der Thallus von Leptogidium dendriscum keineswegs eine gallertartige Beschaffenheit.

33. *Polychidium.*

Nicht ganz ohne Zweifel setze ich Polychidium muscicola an diese Stelle. Allein ich möchte glauben, dass seine Verwandtschaft zu Leptogidium grösser ist als zu Leptogium, obgleich es gewöhnlich zu der letzteren Gattung gezogen wird; gegen diese Incorporation hätte aber schon Schwendener's Schilderung der Structur des Thallus bedenklich machen sollen.



Fig. 144. Polychidium muscicola. *I* steriler, *II* fertiler Thallus $\left(\frac{10}{1}\right)$. *III* Gonidienkette $\left(\frac{800}{1}\right)$.

Die Flechte bildet kleine strauchförmige, meist reichlich verzweigte Thalli, deren ältere Theile flach gedrückt, deren Zweigspitzen mehr weniger stielrund sind. In Fig. 144, *I* ist ein steriles, in *II* ein fertiles Stück mit zwei Apothecien gezeichnet; *III* ist eine durch Zerdrücken eines Astes frei gelegte Gonidienkette. Die Apothecien sind biatorin, die Sporen zweizellig.

Schwendener beschreibt (Algentypen, S. 13, Taf. I, Fig. 1, 2, 3) den Thallus dahin, dass derselbe durchweg einen pseudoparenchymatischen Bau besitzt, sowohl das innere Gewebe wie auch die aus einer, seltener aus zwei Zellschichten gebildete Rinde erscheint parenchymatisch. Die Consistenz des Markes vergleicht er mit derjenigen des Markes von Lichina. Die Gonidien sind in jüngeren Zweigen über den ganzen Querschnitt des Markes zerstreut, finden sich in älteren dagegen nur im peripherischen Theile desselben. In Bezug auf die Beschaffenheit der Gonidien stimmen meine eigenen Beobachtungen insofern mit denen Schwendener's überein, als auch ich dieselben nicht für Abkömmlinge eines Nostoc halte. Mir scheinen die Gonidien im Wesentlichen denjenigen von Leptogidium zu gleichen und möchte ich sie daher zu einer Scytonema-Art rechnen. In dieser Hinsicht weicht Schwendener's Ansicht von der meinigen ab. Schwendener meint, dass sie zu Stigonema gehören, er hat mich aber von der Richtigkeit dieser Ansicht nicht zu überzeugen vermocht. Schwendener stützt seine Argumente einmal darauf, dass überall zwischen den von ihm untersuchten Polychidium-Pflänzchen ein Stigonema wuchs, dann aber besonders darauf, dass er Stigonema-Zweige, die mit Polychidium von aussen her in anatomischer Verbindung standen, zweimal mit ziemlicher Sicherheit beobachtet zu haben glaubt (l. c., S. 151). Diese beiden Fälle sind auf seiner Taf. I, Fig. 1 und 2 abgebildet. Ich zweifle keineswegs an der Richtigkeit dieser Beobachtung, aber ich möchte sie anders deuten. Ich glaube, dass es bei dieser Verwachsung eines Stigonema-Fadens mit einem Polychidium sich um einen jener zahlreichen Fälle handelt, in welchen blaugrüne Algen in einen Flechtenthallus einzudringen suchen, der ganz andere Gonidien besitzt, Fälle, die von Forssell sämmtlich unter den Begriff der Cephalodien gebracht worden sind. Da Stigonema speciell zu den Cephalodien-bildenden Algen gehört, so würde ein solcher Anfang von Cephalodienbildung nichts Auffallendes besitzen.

Meine eigene Auffassung der Gonidien von Polychidium gründe ich lediglich auf die aus dem Innern des Thallus frei präparirten Ketten, die so wenig zu Stigonema wie zu Nostoc gehören und für die mir keine andere Kategorie als Scytonema

übrig zu bleiben scheint. Freilich mag hervorgehoben werden, dass es in manchen Fällen äusserst schwierig, wenn nicht unmöglich ist, festzustellen, ob ein Scytonema oder ein Nostoc vorliegt, weil die Zellen und ihr Verband innerhalb des Thallus erheblichen Veränderungen unterliegen. In Bezug auf Polychidium befinde ich mich aber mit Schwendener in Uebereinstimmung, dass die Gonidien nicht zu Nostoc gehören.

34. *Heppia.*

Heppia virescens ist eine Krustenflechte, steht also insofern auf niedriger morphologischer Stufe. In Fig. 145 ist ein Stück der höckerig-unebenen, fleischigen Kruste gezeichnet, in welche

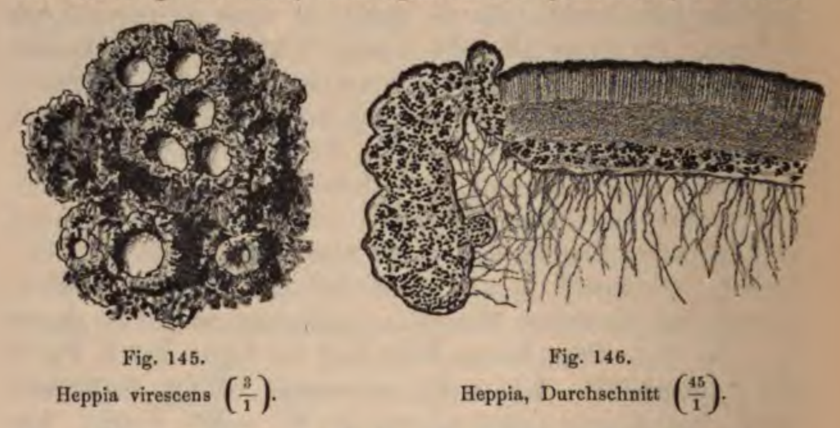


Fig. 145. Heppia virescens $\left(\frac{3}{1}\right)$.

Fig. 146. Heppia, Durchschnitt $\left(\frac{45}{1}\right)$.

die scheibenförmigen Apothecien eingebettet sind. Fig. 146 ist ein Durchschnitt, unterhalb des ganzen Hypotheciums sieht man die zu Scytonema gehörigen Gonidien sich hinziehen, auch der vegetative Thallus ist fast in seiner ganzen Dicke von Gonidien erfüllt, so dass sich nur eine dünne, unvollkommene Rinde unterscheiden lässt. Aus der Unterseite des Thallus brechen zahlreiche, aus einzelnen Hyphen gebildete Rhizinen hervor, die in der systematischen Literatur als Hypothallus bezeichnet werden. Der Thallus junger Exemplare ist, wie Schwendener (Untersuchungen II, S. 178) gezeigt hat, durchweg pseudoparenchymatisch gebaut, während an älteren Exemplaren die Mittelschicht des Thallus fibrös werden kann. Die Sporen sind einzellig,

farblos, bei Heppia virescens liegen sie nach Körber zu acht im Schlauch, bei anderen Arten sind sie zahlreicher. Einen blattartigen Thallus besitzt H. Guepini, jede der kleinblätterigen Schuppen ist nabelartig auf der Unterlage befestigt.

35. *Heterina.*

In Fig. 147 ist ein kleines Stück aus dem Rasen von Heterina tortuosa aus Südamerika gezeichnet. Der strauchartig verzweigte Thallus macht den Eindruck einer Ramalina im Kleinen; die runden, schildförmigen Gebilde sind aber keine Apothecien, sondern schildförmige Auszweigungen des Thallus. Die Apothecien sind klein, eingesenkt mit fast punktförmiger Mündung. In den Schläuchen findet man äusserst zahlreiche, sehr kleine Sporen, wie bei den Acarosporeen. An einen engeren phylogenetischen Zusammenhang zwischen dieser Familie und Heterina ist aber schwerlich zu denken, der Ascus von Heterina ist auch durch zahlreiche



Fig. 147.
*Heterina tortuosa $\left(\frac{5}{1}\right)$.



Fig. 148. Schnitt durch den Thallus von *Heterina tortuosa mit drei Apothecien; bei *a* eine ganz junge Anlage $\left(\frac{75}{1}\right)$.

Uebergänge bei anderen Heppia-Arten mit dem achtsporigen Schlauche von H. virescens verknüpft.

Fig. 148 ist ein Durchschnitt durch einen fertilen Zweig von Heterina tortuosa. Auf beiden Seiten des Thallus findet

sich eine pseudoparenchymatische, etwas dunkelfarbige Rindenschicht. Sie umschliesst ein sehr locker gewebtes Mark, in dessen Mittelschicht grössere und kleinere Hohlräume vorkommen können. Die (nach Wainio) zu Scytonema gehörigen Gonidien finden sich unter beiden Rindenschichten, am zahlreichsten aber unter der nach oben gekehrten Seite des aufsteigenden Thallus. Der Schnitt hat drei Apothecien verschiedener Altersstufe getroffen. Die jüngste derselben wurde mit *a* bezeichnet, sie bildet ein ovales Knäuel dicht gedrängter Hyphen; es zeigt sich deutlich, dass die Anlage im untersten Theile der Gonidienschicht entstanden ist und durch die Gonidien, diese zur Seite drängend, hindurchwächst. Die nächst ältere Anlage findet sich auf der linken Seite der Figur, sie hat die Gonidienzone bereits durchbrochen, ist aber noch von der Rinde bedeckt. Das dritte Apothecium ist bereits vollständig ausgebildet.

Mit Heterina tortuosa scheint die durch Heppia virescens eingeleitete Entwickelungsreihe nach oben abzuschliessen.

36. *Leprocollema.*

Leprocollema americanum ist eine interessante Krustenflechte, welche von Wainio (l. c., S. 233) bei Rio de Janeiro auf Kalkmörtel gesammelt wurde. Wainio stellt sie zu den Collemeen und zwar dicht neben Collema, während sie mir eine der niedrigsten Typen der Pannarieen zu sein scheint, vielleicht ein Anfangsglied der Reihe, welcher die Gattung Pannaria selbst angehört. Ich würde in dieser letzteren Hinsicht jeden Zweifel für beseitigt halten, wenn ich über die Gonidien dieser Flechte völlig in's Klare gekommen wäre.

Fig. 149, *I* ist der Habitus, *II* der Durchschnitt durch Thallus und Apothecium von Leprocollema americanum. Der krustenförmige Thallus besteht aus mehr weniger abgerundeten Gonidiengruppen, zwischen denen sich ein Maschenwerk von Hyphen entwickelt. Irgend ein Gegensatz von Rinde und Mark ist nicht erkennbar, die Thallussubstanz ist durchweg homöomer; auch Rhizinen entwickeln sich nicht auf der Unterseite. Die Flechte besitzt daher grosse Aehnlichkeit mit der später unter den Omphalarieen zu behandelnden Gattung Pyrenopsis. Soweit

der Thallusbau in Betracht kommt, könnte man sagen, dass durch Leprocollema die untersten Stufen der Omphalarieen, Collemeen und Pannarieen miteinander verknüpft werden. Das Apothecium verbindet aber, wie auch Wainio hervorhebt, Leprocollema eng mit der unzweifelhaften Pannarieen-Gattung Parmeliella. Man findet es dem Thallus aufsitzen, es ist von einem pseudoparenchymatischen, gonidienlosen Gehäuse eingefasst, dies Gehäuse repräsentirt die einzige an der Flechte vorkommende Rindenbildung. Die Scheibe des Apotheciums finde ich nicht

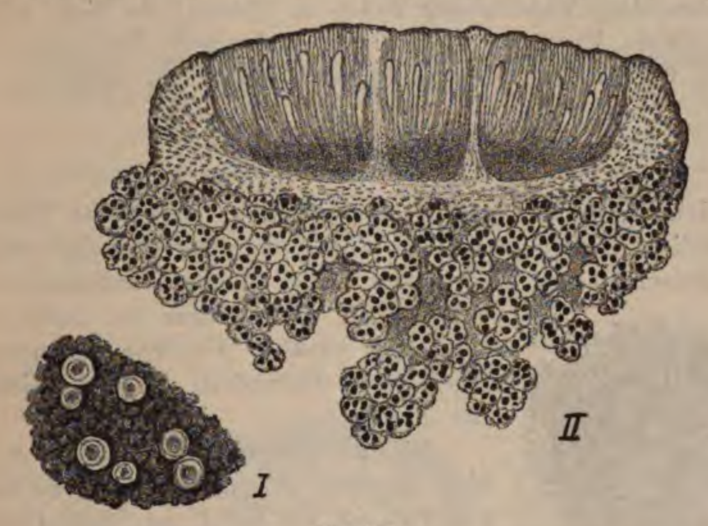


Fig. 149.
*Leprocollema americanum. *I* Habitus $\left(\frac{6}{1}\right)$. *II* Durchschnitt $\left(\frac{120}{1}\right)$.

homogen, sondern auf dem Durchschnitt durch Scheidewände getheilt, die vom basalen Theile des Excipulums ausgehen und ringförmig die Scheibe zu zerlegen scheinen, wie an jüngeren Früchten von Umbilicaria vellea. Es ist das ein eigenthümlicher Theilungsmodus der Hymenialscheibe, der in anderer Form bei Parmeliella pannosa wiederkehrt.

Was nun die Gonidien anlangt, so werden dieselben von Wainio folgendermassen charakterisirt: „Gonidia nostocacea, moniliformi-concatenata, filamentis ad instar Polycocci glomeruloso-intricatis, pariete gelatinoso distincto, sat tenui.“ Ich muss

bekennen, dass mir die Zugehörigkeit dieser Gonidienform zu Nostoc einigermassen zweifelhaft geblieben ist. Gewiss liegt auch kein Scytonema vor, auch wohl kaum ein Chroococcus. Vielleicht dürften wir es mit einem noch nicht genügend definirten Algentypus zu thun haben. Da aber bei den unzweifelhaftesten Pannarieen auch sonst mit Sicherheit sich drei verschiedene Algentypen als Gonidienbildner nachweisen lassen, so möchte ich der Gonidien halber doch Leprocollema von den Pannarieen nicht trennen, und ebensowenig scheint mir das Fehlen der Rhizinen dazu Veranlassung bieten zu können, da diese auch bei anderen Pannarieen fehlen und andererseits bei unzweifelhaften Collemeen, z. B. dem Subgenus Mallotium, auftreten.

37. *Parmeliella.*

Ich nehme das von J. Müller Arg. aufgestellte Genus Parmeliella hier in dem Sinne, dass es sich mit Pannularia Nyl. bei Ausschluss von Placynthium deckt; da aber Parmeliella der unzweifelhaft ältere Name ist, muss er vorgezogen werden. Von Pannaria unterscheidet sich Parmeliella durch die biatorine Frucht.



Fig. 150. Parmeliella triptophylla $\left(\frac{5}{1}\right)$.

Die nicht unwichtige Gattung mag hier an zwei Arten erläutert werden. Fig. 150 ist ein Stück aus dem Rasen von P. triptophylla. Der Thallus ist in sehr feinblätterige Schuppen zerspalten. Fig. 151 ist ein Durchschnitt durch ein Apothecium und einige Thallusschuppen, man sieht hier die für die Gattungen Pannaria und Parmeliella so charakteristischen Rhizinen, den „Hypothallus". In Fig. 152 endlich ist eine Thallusschuppe im Durchschnitt gezeichnet; man unterscheidet scharf die pseudoparenchymatische Rinde der Oberseite und des Randes, die Gonidienzone sowie eine gonidienfreie Hyphenschicht der Unterseite.

Fig. 153 ist der stattlicheren Parmeliella pannosa aus Caracas gewidmet. Der parmelienartige, horizontale Thallus (*1*) entwickelt aus seiner Unterseite einen mächtigen Filz dunkler Hypothallus-

fasern. Die Apothecien sind häufig tief ausgerandet und mehr weniger zertheilt. Der Durchschnitt entspricht im Allgemeinen



Fig. 151. Parmeliella triptophylla. Schnitt durch Thallus und Apothecium $\left(\frac{45}{1}\right)$.

Fig. 152. Parmeliella triptophylla. Schnitt durch eine Thallusschuppe $\left(\frac{400}{1}\right)$.

(*II*) demjenigen von P. triptophylla, die Gonidien gehören bei beiden Arten zu Nostoc. Die Sporen sind farblos, einzellig und liegen zu acht im Schlauch.

38. *Massalongia.*

An Parmeliella schliessen sich in aufsteigender Richtung die beiden Genera Massalongia und Pannaria, deren jedes meiner



Fig. 153. *Parmeliella pannosa.
I Habitus $\left(\frac{3}{1}\right)$. *II* Schnitt durch den Thallus $\left(\frac{400}{1}\right)$.

Ansicht nach wichtige Entwickelungsreihen inaugurirt; ich beginne mit der ersteren und lasse die sich anreihenden Typen unmittelbar folgen.

Fig. 154 ist ein verzweigter Thalluslappen der über Moos hinwegkriechenden Massalongia carnosa; die scharf umrandeten Apothecien stehen theils am Rande, theils auf der Fläche des Laubes. Fig. 155 ist der Durchschnitt einer randständigen Frucht mit den benachbarten Theilen des Thallus. Auf der rechten Seite der Figur erscheint der Thallus, wie er sich gewöhnlich darstellt. Unter einer pseudoparenchymatischen Rinde liegen die zu Nostoc gehörenden Gonidien, darunter kommt ein lockeres Mark mit spärlicher Rhizinenbildung. Die Rinde der Thallusoberseite setzt sich unmittelbar fort in das Gehäuse des Apotheciums; und was besonders interessant ist, vom Rande her greift die Rindenschicht auch auf die Unterseite des Thallus hinüber und lässt diese berindet, und zwar dick berindet erscheinen, soweit wie das Apothecium reicht. Die Gonidien sind unterhalb



Fig. 154.
Massalongia carnosa $\left(\frac{3}{1}\right)$.

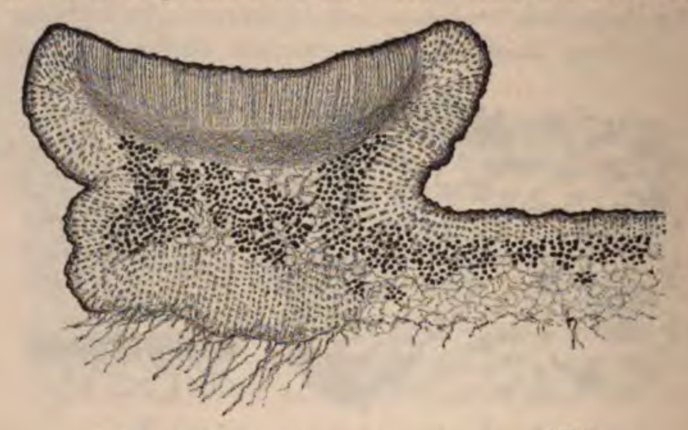


Fig. 155. Massalongia carnosa. Durchschnitt $\left(\frac{90}{1}\right)$.

des Apotheciums besonders reichlich vorhanden, ohne in den Randtheil des Gehäuses einzudringen. Die Sporen sind spindelförmig und zweizellig; dadurch besonders wird nach meinem Dafürhalten Massalongia zum Bindeglied zwischen Parmeliella und Stictina; doch auch sonst, namentlich im Bau der Frucht,

zeigt sich eine so grosse Uebereinstimmung, dass man, wäre nur die Unterseite durchweg berindet, Massalongia eine Stictina von kleinen Dimensionen nennen könnte. Ich halte es für ziemlich wahrscheinlich, dass diese Gattung den Anschluss von Sticta an Parmeliella und Pannaria vermittelt. Die absolute Grösse kann kein Argument von entscheidender Bedeutung dagegen in die Wagschale werfen; übrigens giebt es relativ kleine Sticten: z. B. Stictina fragilis var. linearis aus Australien besitzt ungefähr Grösse und Habitus von Ricciella fluitans.

39. *Stictina.*

Die Sticteen bilden gewiss eine höchst natürliche Flechtengruppe. Wenn ich dieselben hier den Pannarieen incorporirte, so geschah dies nur, um die enge Verwandtschaft zwischen Parmeliella und Sticta hervorzuheben; im Uebrigen haben viele der hier getroffenen Abgrenzungen von Familien nur provisorische Bedeutung, ich verweise in dieser Beziehung auf meine nächste Abhandlung.

Tuckerman hat sämmtliche Sticteen in ein Genus vereinigt, und es lässt sich vieles zur Stütze dieses Verfahrens geltend machen; namentlich die Uebergänge, welche hinsichtlich der Apothecien bestehen. Für eine vergleichend morphologische Darstellung ist es im Allgemeinen aber bequemer, mit kleineren Gattungsbegriffen zu operiren, und vor Uebergangsformen zwischen Gattungen wird man bei phylogenetischer Betrachtungsweise nicht zurückschrecken, sie werden im Gegentheil stets willkommen sein; wenn sie auch dem Schematismus zu Liebe mit einiger Gewalt in die eine oder die andere Gattung eingefügt werden müssen, was nun einmal nicht zu vermeiden ist.

Uebrigens ist es nicht meine Absicht, hier mich in weiterem Umfange mit den sehr interessanten Sticteen zu befassen, weil der morphologische Typus ein so einheitlicher ist, genügt die Anführung weniger Beispiele. Auch ist der anatomische Bau von Schwendener[1]) ziemlich eingehend geschildert worden, namentlich ist dort auch die Natur der sogenannten Cyphellen

1) Untersuch. II, S. 166 ff.

erörtert, auf welche in den systematischen Schriften viel Gewicht gelegt wird, und die auch gewiss als diagnostisches Merkmal Berücksichtigung verdienen, die mir aber kein erhebliches morphologisches Interesse zu besitzen scheinen, so dass ich hier auf dieselben nicht eingehe.

Wichtiger scheint es mir zu sein, dass die Sticteen, die in der Gestalt ihres Thallus im Allgemeinen an die Rhodymeniaceen und Schizymeniaceen unter den Florideen erinnern und zweifellos Producte der Anpassung an die Assimilation sind, in ihren grösseren Arten wohl das Maximum der absoluten Ausdehnung, die bei den Flechten vorkommt und möglich zu sein scheint, erreichen. Ricasolia amplissima soll nach Nylander mitunter 1 m breit werden (vergl. Synops. Lich. I, S. 369).



Fig. 156. *I* *Stictina macrophylla $\left(\frac{1}{1}\right)$.
II *St. fragillima $\left(\frac{1}{1}\right)$.

Die Sporen sind bei den Sticteen spindelförmig, zwei- oder mehrzellig.

An Gattungen mögen die folgenden unterschieden sein: Stictina mit Nostoc-Gonidien; Sticta und Ricasolia[1]), beide mit chlorophyllgrünen Gonidien, die letztere ausserdem mit parmelienartiger Ausbildung des Apotheciums.

Nun ein paar Beispiele.

In Fig. 156 ist *I* ein fertiler Thallusabschnitt von Stictina macrophylla von Mauritius, *II* desgleichen von St. fragillima aus

1) Die Gonidien von Ricasolia amplissima scheinen nach Bornet (l. c., S. 69) zu Ulothrix zu gehören.

Neuseeland gezeichnet. Bei der ersteren stehen die Früchte am Rande, bei der letzteren über die Thallusfläche zerstreut.

40. *Sticta.*

In Fig. 157, *I* ist ein Stück des Thallus von Sticta Billardieri, in *II* ein solches von St. latifrons gezeichnet; auch diese



Fig. 157. *I* *Sticta Billardieri $\left(\frac{1}{1}\right)$. *II* *St. latifrons $\left(\frac{1}{1}\right)$.

beiden Arten wachsen in Neuseeland, sie wurden als Beispiele gewählt, um zu zeigen, dass die Vertheilung der Apothecien am Thallus sich analog wie bei Stictina verhalten kann. Sticta Billardieri besitzt grosse grubige Vertiefungen auf der Oberfläche wie die schöne, einheimische Sticta pulmonacea, dieselben dürften wohl kaum eine Erweiterung der Oberfläche im Dienste der Assimilation bedeuten, sondern eher dadurch von Nutzen für die

Pflanze sein, dass sie Regen und Thau länger festhalten und somit die Zeit der vegetativen Lebensthätigkeit der Flechte verlängern, deren Functionen mit dem Austrocknen ja einschlummern müssen.



Fig. 158. *Sticta latifrons. Durchschnitt $\left(\frac{40}{1}\right)$.

Fig. 159. Fertiler Thallus von Ricasolia amplissima $\left(\frac{1}{1}\right)$.

In Fig. 158 ist ein Durchschnitt durch Thallus und Apothecium von St. latifrons dargestellt; ich meine, die Aehnlichkeit des Apotheciums mit dem von Massalongia carnea erhellt aus

der Abbildung besser, als aus jeder Beschreibung. Dazu kommt dann die Uebereinstimmung in Form und Bau der Sporen.

41. *Ricasolia.*

Fig. 159 ist das Habitusbild einer an einem Steinchen haftenden Ricasolia amplissima; Fig. 160 ein Durchschnitt durch Thallus und Apothecium, der sehr deutlich die morphologische Uebereinstimmung von Thallusrinde, Gehäuse der Frucht und Hymenialschicht aufzeigt. Rhizinenfasern wachsen auch aus dem Thallusgehäuse hervor, die Gonidienzone im Apothecium bildet

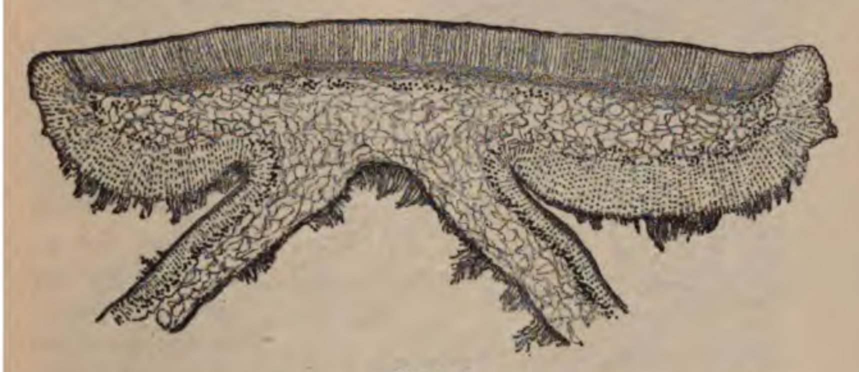


Fig. 160.
Ricasolia amplissima. Durchschnitt durch Thallus und Apothecium $\left(\frac{40}{1}\right)$.

die Fortsetzung der Gonidialschicht des vegetativen Thallus. Die Rinde der Unterseite ist nur unvollkommen ausgebildet.

42. *Pannaria.*

Sticta und Ricasolia bilden nach meiner Auffassung die Endglieder einer morphologischen Entwickelungsreihe, die von Parmeliella ausging. Von letzterer Gattung zweigt sich auch Pannaria ab, dies Genus stimmt im Grossen und Ganzen mit jenem im Aufbau des Thallus überein, unterscheidet sich aber durch seine lecanorinen Apothecien. Die Gonidien von Pannaria gehören zu Nostoc, die Sporen sind einzellig, farblos, zu acht im Schlauch.

Fig. 161, *I* ist ein Habitusbild der kleinblätterigen Pannaria brunnea, *II* ein solches der laubartigen P. lurida aus Amerika. In Fig. 162 ist ein Durchschnitt durch Thallus und Frucht von P. brunnea gezeichnet. Das Hymenium ist von einem Thallusgehäuse eingefasst, die Gonidien durchdringen so sehr das ganze Gewebe des Thallus, dass sich an der Oberseite nur eine dünne parenchymatische Rindenschicht abhebt, während die untere Thallusfläche einer eigentlichen Rinde entbehrt.

Ein Schnitt aus dem Rande der Frucht von P. lurida ist in Fig. 163 gezeichnet. Bemerkenswerth ist die dünne pseudoparenchymatische Excipularschicht unter dem Hypo-

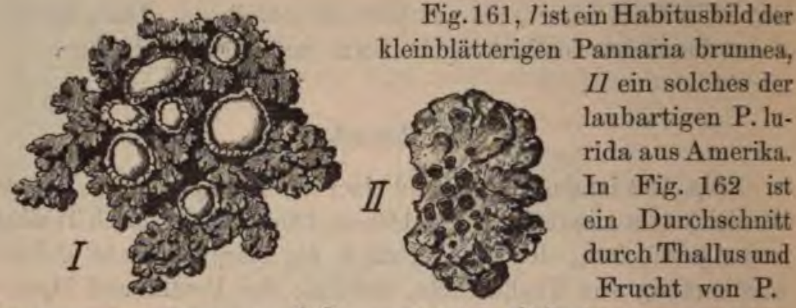


Fig. 161. *I* Pannaria brunnea $\left(\frac{3}{1}\right)$. *II* *P. lurida $\left(\frac{1}{1}\right)$.



Fig. 162. Pannaria brunnea. Durchschnitt $\left(\frac{45}{1}\right)$.



Fig. 163. Schnitt aus dem Apothecium von *Pannaria lurida $\left(\frac{150}{1}\right)$.

thecium. Die Aussenrinde des Thallusgehäuses ist in ihrem unteren Theile an dem gezeichneten Präparate etwas dicker, als gewöhnlich bei dieser Art der Fall ist.

43. *Lepidocollema.*

Den Namen Lepidocollema carassense gab Wainio (l. c. I, S. 231) einer von ihm in Brasilien gesammelten und zu den

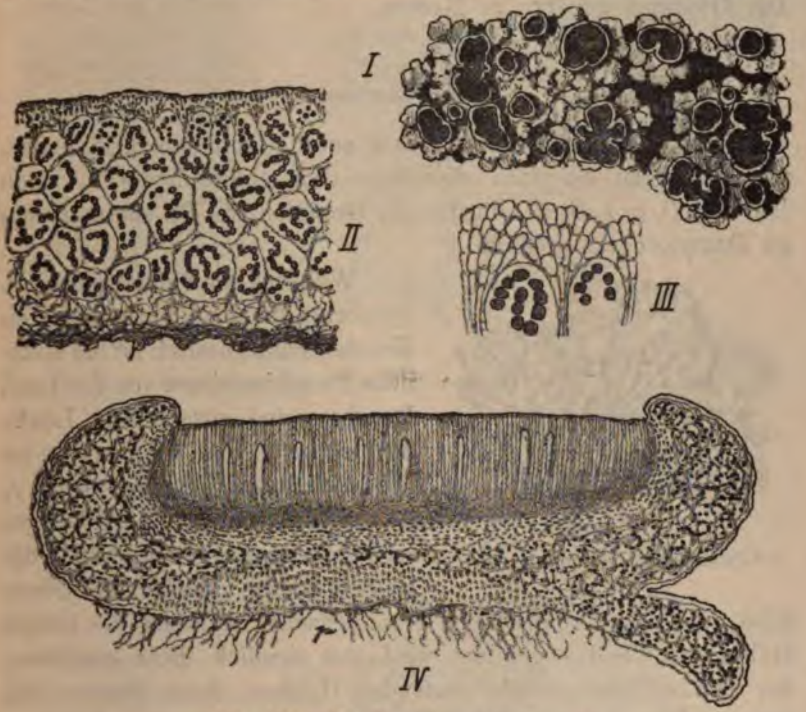


Fig. 164. *Lepidocollema carassense.

I Habitus $\left(\frac{3}{1}\right)$. *II* Durchschnitt des Thallus $\left(\frac{200}{1}\right)$. *III* Durchschnitt der Rinde der Thallusoberseite $\left(\frac{700}{1}\right)$. *IV* Durchschnitt eines Apotheciums $\left(\frac{100}{1}\right)$.

Collemeen gestellten Flechte, die mir aber eher zu den Pannarieen zu gehören scheint und von Pannaria generisch wohl kaum zu trennen ist. Fig. 164, *I* ist ein Habitusbild, dessen Apothecien eine ähnliche Ausrandung und Zertheilung zeigen, wie wir dieselbe an Parmeliella pannosa kennen gelernt haben. *II* ist der Durchschnitt eines alten Thallus, dessen Oberseite ich

von einer mehrschichtigen Rinde bedeckt finde. *III* zeigt diese Rinde in genauerer Darstellung. Der Durchschnitt durch das Apothecium (*IV*) ergiebt, dass sich, wie wir es auch bei Massalongia kennen gelernt hatten, unter dem Apothecium eine mächtige Rinde auf der Thallusunterseite zu bilden vermag. Das Hymenium ist von einem pseudoparenchymatischen Excipulum proprium eingefasst, ähnlich demjenigen von Pannaria lurida. Die Gonidien gehören zu Nostoc.

44. *Psoroma.*

Psoroma verhält sich in Bezug auf die Gonidien zu Pannaria, wie Sticta zu Stictina: dieselben sind chlorophyllgrün, nach Bornet (l. c. I, S. 68) dürften die Gonidien von Ps. sphinctrinum zu Dactylococcus gehören.



Fig. 165.
*Psoroma sphinctrinum $\left(\frac{1}{1}\right)$.

Während die einheimische Ps. hypnorum nur einen kleinschuppigen Krustenthallus besitzt, ist die stattliche Ps. sphinctrinum von der Insel Bourbon eine ausgeprägte Laubflechte (vergl. Fig. 165), welche an Sticta erinnert. In Fig. 166, *I*, ist ein Durchschnitt des Laubes gezeichnet. Man erkennt deutlich die mehrschichtige Rinde der Oberseite, die scharf abgehobene Gonidienzone, während die untere Hälfte des Thallus gebildet wird von ziemlich dicht gewebten, der Thallusfläche parallel laufenden Hyphen, deren Fasern sich unter nahezu rechtem Winkel mit einander kreuzen. Rhizinen sind wenig oder gar nicht vorhanden. *II* ist der Durchschnitt durch die Hälfte eines Apotheciums. Das Thallusgehäuse bildet nach aussen eine mächtige Rindenschicht, welche für das Genus charakteristisch ist. Die Schläuche enthalten acht einzellige, farblose Sporen.

45. *Coccocarpia.*

Sehr interessante Flechten sind die Arten des Genus Coccocarpia. Sie werden allgemein zu den Pannarieen gestellt und

auch ich glaube, dass sie in den Verwandtschaftskreis von Pannaria gehören trotz mancher Besonderheiten. So werden die Gonidien von einem Scytonema gebildet (vergl. Bornet, Recherches I, S. 72). Eigenthümlich ist auch der Bau der Frucht.

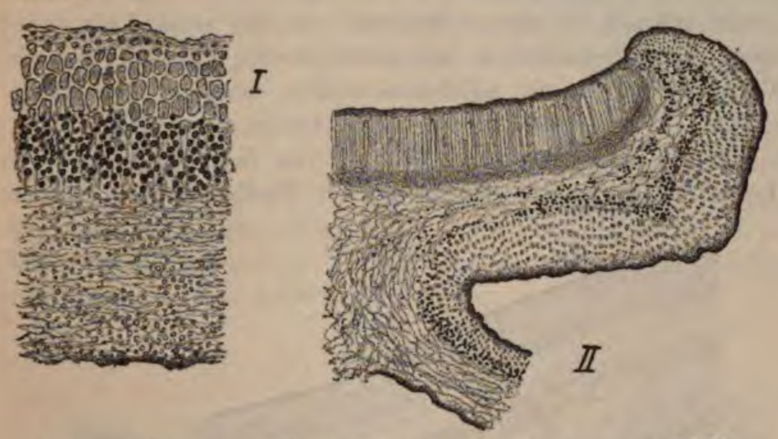


Fig. 166. *Psoroma sphinctrinum. *I* Durchschnitt des Thallus $\left(\frac{200}{1}\right)$. *II* Durchschnitt der Frucht $\left(\frac{50}{1}\right)$.

In Fig. 167 ist ein Habitusbild der in Australien wachsenden C. aurantiaca gezeichnet, die sich morphologisch der durch Bornets schöne Darstellung bekannter gewordenen C. molybdaea in allen wesentlichen Stücken anschliesst. Ich verzichte deshalb hier auf eine Schilderung der anatomischen Structur des Thallus und bemerke nur, dass derselbe beiderseits berindet ist, die untere pseudoparenchymatische Rinde wird aus der Thallusfläche parallel laufenden Hyphen gebildet, deren äusserster Schicht Rhizinen entspringen; zwischen den beiden dicht gewebten Rindenlagen ist ein sehr lockeres, von Gonidien erfülltes Hyphengewebe vorhanden. Bornets Abbildung des Querschnitts (l. c. Taf. 11,



Fig. 167. *Coccocarpia aurantiaca $\left(\frac{1}{1}\right)$.

Fig. 6) ist durch Copie in mein Lehrbuch der allgemeinen Botanik übergegangen.

Fig. 168 ist ein Durchschnitt aus einem jüngeren, dem Thallus aufliegenden Apothecium von C. aurantiaca. Die Verbindung von Apothecium und Thallus ist sehr eigenthümlich. Leider gebrach es mir an Material, um die erste Anlage des Apotheciums festzustellen, allein ich glaube, dass dieselbe von W. Sturgis[1]) für C. molybdaea richtig beschrieben ist (l. c. S. 36). Derselbe giebt an, die erste Anlage der Frucht bestehe in einem Aussprossen einer Gruppe von Zellen der obersten Hyphenschicht, welche die Rinde der Thallusunterseite bilden.



Fig. 168. *Coccocarpiaa urantiaca, Schnitt durch das Apothecium $\left(\frac{90}{1}\right)$.

Hierdurch werden die Gonidien an der betreffenden Stelle zur Seite geschoben, und nunmehr wachsen auch die correspondirend gelegenen Zellen der Rinde der Thallusoberseite aufwärts, es entsteht eine parenchymatische Scheibe, deren Rand in peripherischem Wachsthum sich über die Oberfläche des Thallus hinwegschiebt. Während auf ihrer Unterseite die Scheibe mit dem Thallus verwächst, sprosst aus ihrer Oberseite das Hymenium hervor.

Soweit aus den mir vorliegenden älteren Stadien der Apothecien von C. aurantiaca sich ein Rückschluss auf die jüngsten Entwickelungsstufen thun lässt, verhält diese Art sich ebenso.

---

1) On the carpological structure and development of the Collemaceae and allied groups (Proc. Amer. acad. of arts and sciences, 1890).

Man findet in der Mitte der Hymenialscheibe eine Art von Manubrium, das bis auf die unterste Gonidienschicht hinabreicht, während diese sich sonst ohne Unterbrechung unter dem Apothecium hinwegzieht. Dass eine nachträgliche Vergrösserung der Apothecialscheibe durch Randwachsthum erfolgt ist, dafür spricht der trajectorische Verlauf der basalen Parenchymzellen der Scheibe, die man ja nach dem üblichen Sprachgebrauch als Excipulum proprium bezeichnet. In unserer Fig. 168 ist das centrale Manubrium des Apotheciums nicht mit zur Darstellung gelangt.

Zwischenglieder zwischen Pannaria und Coccocarpia sind nicht bekannt, doch dürften die beiden Gattungen wohl zweifellos phylogenetisch zusammenhängen. Nach der anderen Seite hin bildet Coccocarpia, deren Sporen einzellig sind, meines Erachtens das Endglied einer Entwickelungsreihe.

46. *Erioderma.*



Fig. 169. *Erioderma Leylandi $\left(\frac{1}{1}\right)$.

Einen laubförmigen Thallus besitzt auch die Gattung Erioderma. In Fig. 169 ist ein Exemplar des mexikanischen Er. Leylandi gezeichnet. Fig. 170 ist ein Durchschnitt derselben Flechte durch Thallus und Frucht. Der Thallus ist unterseits ohne Rinde, bei

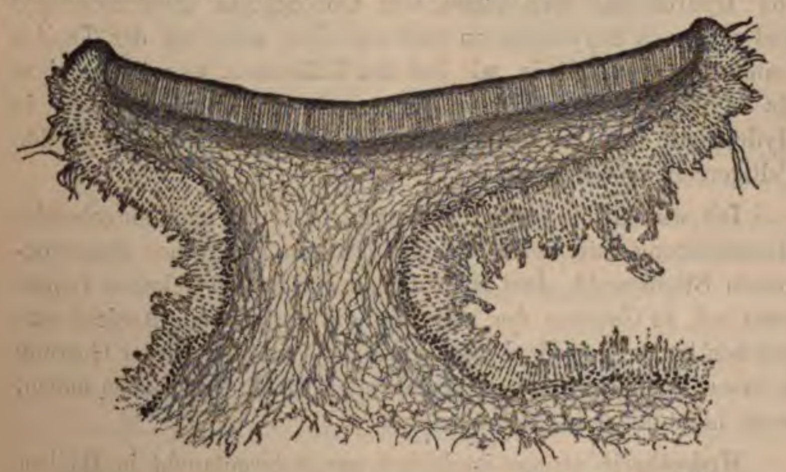


Fig. 170. Durchschnitt der Frucht von *Erioderma Leylandi $\left(\frac{50}{1}\right)$.

E. chilense und unguigerum bilden sich auf der unteren Thallusfläche durch dichtere Verflechtung der Hyphen Nerven, welche an die Nerven von Peltigera erinnern. Die Oberseite des Thallus ist von einer Rinde bedeckt, deren Zellreihen in zottige Fortsätze auslaufen, nach denen man den Gattungsnamen gebildet hat. Das Apothecium erinnert an Sticta, es ist kaum zu bezweifeln, dass seine Anlage unterhalb der Gonidienschicht entstand und diese durchbrach. Die Gonidien gehören zu Scytonema (vergl. Bornet, l. c., S. 72). Die Sporen sind einfach, länglich.

Erioderma scheint mir das Endglied einer Coccocarpia parallelen, auf Pannaria oder Parmeliella zurückzuführenden Entwickelungsreihe zu sein.

47. *Hydrothyria.*

Neben Coccocarpia und Erioderma möchte ich Hydrothyria stellen, obgleich dieselbe gewöhnlich als nächste Verwandte von Leptogium betrachtet wird. Allein schon Tuckerman (Gen. Lich., S. 102) hat darauf hingewiesen, dass Hydrothyria sich Pannaria und selbst Peltigera nähere, und Sturgis hat in seiner oben citirten Abhandlung, S. 39 ff. gezeigt, dass die Gonidien von Hydrothyria mit denen von Coccocarpia übereinstimmen und daher zu Scytonema zu rechnen sind; auch sei der Thallus keineswegs so gelatinös, wie bei den Collemeen, er sei es weniger als bei Pannaria rubiginosa. Sturgis ist daher geneigt, in Hydrothyria ein Bindeglied zwischen den Pannarieen und den Peltigereen zu erblicken.

Ich will gleich vorweg bemerken, dass ich nach eingehender Beschäftigung mit dieser Flechte den von mir früher eingenommenen Standpunkt, dass Hydrothyria ein fortentwickeltes Leptogium sei, zu Gunsten der von Sturgis vertretenen Ansicht aufgegeben habe. Ich glaube, dass wir die Vorläufer dieser Gattung in einer Pannaria lurida nahestehenden Flechte zu suchen haben, wenn nicht auch in Massalongia.

Hydrothyria venosa ist bisher nur untergetaucht in Bächen Nordamerikas gefunden worden.

Fig. 171, *I* zeigt zwei Exemplare von Hydrothyria venosa in natürlicher Grösse, von oben gesehen; beide tragen eine Anzahl der randständigen, scheibenförmigen Apothecien. Das obere Exemplar besteht aus einem fächerförmig verzweigten Thalluslappen, das untere zeigt eine aus mehreren solchen Thallusabschnitten zusammengesetzte, in der Mitte zusammenhängende Rosette. Durch die membranartig zarte, etwa 0,1 mm dicke Laubfläche schimmern die auf der Unterseite hervortretenden Rippen hindurch. In *II*, einem von der Unterseite gesehenen Thalluslappen, treten diese Rippen deutlicher hervor. In *III* ist ein Querschnitt aus dem unteren Stück eines Thallus gezeichnet. Man erkennt die wie bei Leptogium einschichtig-parenchymatische Rinde, welche sich über die aus dicht gelagerten, geschlängelt verlaufenden Hyphen gebildete dicke Rippe nicht hinwegzieht; diese Rippe ist gonidienlos, während im Laube zwischen den Rippen und oberhalb derselben die Gonidien wie bei Leptogium sich ziemlich gleichförmig über den Querschnitt vertheilen. Der Unterseite entspringen auch einige Rhizinen. Zu bemerken ist noch, dass die zarteren Rippen im oberen Theile des Thallus auch auf der Unterseite von der Rindenschicht bedeckt werden und hier sogar Gonidien führen können. Die dickeren Rippen der basalen Theile scheinen somit durch ein nachträgliches Dickenwachsthum die Rindenschicht zu durchbrechen.



Fig. 171. *Hydrothyria venosa.
I Zwei Exemplare von oben gesehen $\left(\frac{1}{1}\right)$. *II* ein Thalluslappen von der Unterseite gesehen $\left(\frac{1}{1}\right)$. *III* Durchschnitt durch einen der stärkeren Nerven aus der Unterseite des Thallus $\left(\frac{100}{1}\right)$.

Fig. 172 ist der Durchschnitt eines der randständigen Apothecien. In der Nähe desselben zeigte der Thallus nur Gonidien dicht unter der Rinde, die Mittelschicht war frei davon. Nicht nur im eigentlichen Gehäuse des Apotheciums, sondern auch unterhalb desselben hat die Rinde eine mächtige Verstärkung erfahren, während dicht unter dem Hypothecium sich lockeres Markgeflecht findet, dem mehr oder weniger zahlreiche Gonidien eingebettet sind.



Fig. 172. *Hydrothyria venosa. Durchschnitt der Frucht $\left(\frac{75}{1}\right)$.

Hydrothyria ist ein dorsiventraler, der Assimilation angepasster Typus, welcher gewissen Nitophyllum-Arten ähnelt. Man wird bei Betrachtung der Pflanze auch sogleich an Peltigera erinnert durch die Berippung, die offenbar mechanische Bedeutung besitzt und dem so dünnhäutigen Laube nützlich sein muss, ferner durch die randständigen Apothecien, welche denen von Peltigera venosa nicht unähnlich sind. Auf diese Aehnlichkeit mit Peltigera haben schon Nylander und Tuckerman hingewiesen. Als Argument für die Verwandtschaft der beiden Gattungen kommen noch die Sporen in Betracht, welche bei Hydrothyria spindelförmig und vierzellig sind.

l) Peltigereen.

Obwohl die Peltigereen als solche sich nicht unmittelbar auf Ascomyceten zurückführen lassen, sondern nach meiner Auffassung von Hydrothyria, beziehungsweise einer dieser Gattung ähnlichen Flechtenform abgeleitet werden können, habe ich sie doch als eine eigene Familie hingestellt, einmal schon, um das Heer der Pannarieen nicht noch mehr anschwellen zu machen, dann aber auch, weil die Peltigereen einen in sich gut geschlossenen Typus darstellen.

Zu den Peltigereen gehören die ansehnlichsten Laubflechten. Ihr grosser, horizontal ausgebreiteter Thallus erinnert an manche grosse Meeresalgen aus den Familien der Cryptonemiaceen, Gigartineen u. s. w. Ihr Körper ist in überzeugender Weise der Kohlensäure-Assimilation angepasst, es bedarf das weiter keiner Discussion. Interessant ist, dass auch in dieser Gruppe sowohl grüne als blaugrüne Gonidien vorkommen. Stammen die Peltigeraceen von einer Hydrothyria verwandten Flechte ab, so sind die Arten mit blaugrünen Gonidien als die ursprünglichen anzusehen; aus ihren Sporen, beziehungsweise denen ihrer Phylembryonen haben sich im Zusammentritt mit grünen Algen dann die anderen Arten entwickelt, und dieser Process hat sich innerhalb der Gattungen Peltigera, Nephroma und Solorina wiederholt; die grünen und blaugrünen Arten, wie z. B. Peltigera canina und aphthosa, können dabei einander äusserst ähnlich werden. Nylander hat diese drei Gattungen nach der Farbe ihrer Gonidien generisch getheilt, ich acceptire diese Spaltung aus den bei Stictina angegebenen Gründen.

48. *Peltidea* und *Peltigera*.

Die Arten von Peltidea besitzen einen auf der Unterseite rindenlosen Thallus, der hier an Stelle der Rinde mit einem System von Rippen ausgerüstet ist, die nach Verlauf und Ausprägung den Rippen von Hydrothyria entsprechen. Die Apothecien sind randständig, gehören aber zur Oberseite des Thallus. In Fig. 173, *I* wurden drei Exemplare der mit Protococcus-Gonidien ausgestatteten Peltidea venosa gezeichnet, das linke von unten, die beiden anderen von oben gesehen. Die Apothecien sind dunkel gehalten. Der Thallus besteht aus relativ kleinen, im durchfeuchteten Zustande chlorophyllgrünen, dorsiventral entwickelten Blättern, die an einem Punkte mit Rhizinen im Erdboden haften und von da aus sich vorwiegend in einer Richtung entwickeln. *II* stellt ein Paar dachziegelig übereinander gewachsene Endlappen einer alten Pflanze mit drei Apothecien von Peltigera canina dar, das sich mit anderen Individuen in einem Rasen entwickelt hatte. Peltigera besitzt Nostoc-Gonidien. Neben der assimilirenden Laubfläche von papierartiger Dicke haben

es auch die Hymenien der Früchte zur Entwickelung eines beträchtlichen Areals gebracht, das mit der Oberflächenentfaltung grosser, schüsselförmiger Pezizen verglichen werden darf.

Die jungen Pflänzchen von P. canina und der ähnlichen Arten stehen gewöhnlich so nahe beieinander am Boden, dass aus ihnen schliesslich eine ganze Colonie grosser Pflanzen hervorgeht, deren Individuen sich nicht von einander trennen lassen.



Fig. 173.
I Peltidea venosa $\left(\frac{1}{1}\right)$. *II* Peltigera canina $\left(\frac{1}{1}\right)$.

Zu ihnen treten bei ganz alten Pflanzen nicht selten noch adventive Aussprossungen der Thallusoberfläche. Es gelingt aber auch, in der Natur Pflanzen aufzufinden, die unzweifelhaft nur aus einem Individuum bestehen, diese bilden dann mehr weniger kreisförmige Rosetten, welche bei P. canina den Durchmesser von mehr als 2 dcm erreichen können, indem das Laub sich am Rande unter Einkerbung und später unter Dichotomirung und Polytomirung der Lappen fortbildet. In Fig. 174 sind noch

einige Ergänzungen zum Aufbau des vegetativen Thallus von Peltigera canina mitgetheilt. *I* ist ein Thalluslappen von der Unterseite gesehen, aus den stark hervortretenden, von Markhyphen gebildeten Rippen wachsen die gleichfalls aus Hyphenbündeln bestehenden Rhizinen hervor. *II* sind adventive Sprossungen auf der Oberseite eines ganz alten Thallus. *III* ist das jüngste Stadium eines Thallus, das ich aufzufinden vermochte,

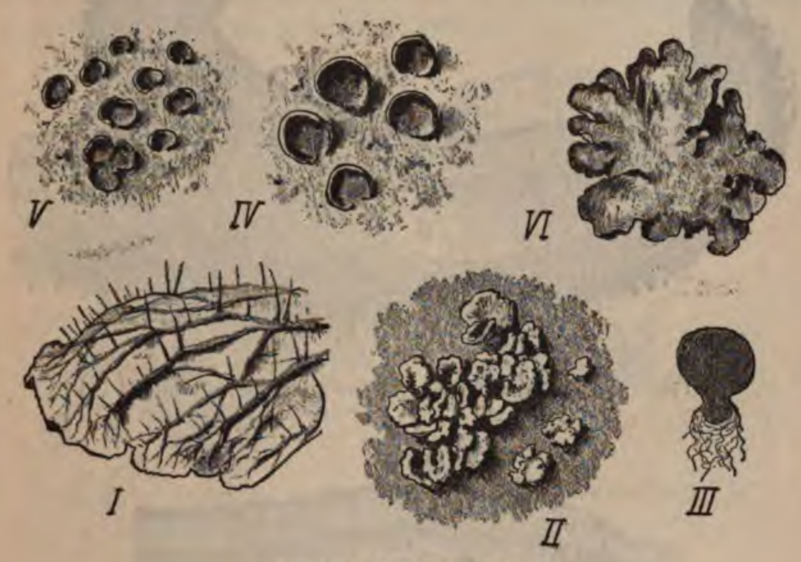


Fig. 174. Peltigera canina.

I Thalluslappen von unten $\left(\frac{1}{1}\right)$. *II* Adventivsprossungen $\left(\frac{6}{1}\right)$; *III* ganz junges Pflänzchen $\left(\frac{20}{1}\right)$. *IV* Etwas ältere Pflänzchen $\left(\frac{6}{1}\right)$. *V* Noch ältere Stadien $\left(\frac{1}{1}\right)$. *VI* Junge Pflanze mit entwickeltem Thallus $\left(\frac{1}{1}\right)$

IV sind weiter entwickelte, *V* noch etwas ältere Stadien junger Thalli, von den letzteren hat sich der unterste bereits verzweigt; *VI* ist ein noch älteres Entwickelungsstadium. Der anatomische Bau dieser Flechten wurde von Schwendener (Unters. II, S. 175) geschildert. Die Oberseite des Thallus wird von einer mehrschichtigen, parenchymatischen Rinde eingenommen, unter welcher die Gonidienzone liegt, dann folgt ein lockerfilziges Mark, die Unterseite ist rindenlos.

Den Bau der Früchte mögen die beiden folgenden Abbildungen erläutern. Fig. 175 ist ein Durchschnitt durch das randständige Apothecium von Peltidea venosa. Der Bau des Gehäuses erinnert an Erioderma. Der schüsselartige Rand besteht aus pseudoparenchymatisch verwachsenen Fasern. Auf der linken



Fig. 175. Schnitt durch das Apothecium von Peltidea venosa $\left(\frac{45}{1}\right)$.



Fig. 176. Schnitt durch Thallus und Apothecium von Peltigera canina $\left(\frac{45}{1}\right)$.

Seite der Figur ist zum Ausdruck gebracht, wie dies parenchymatische Excipulum ganz allmählich übergeht in das lockere Markgeflecht der Thallusunterseite, welches unterhalb des Apotheciums immer noch dichter gewebt ist, als das Mark der Mittelschicht.

Fig. 176 ist ein Schnitt durch den der Thallusfläche zugekehrten Rand des Apotheciums von Peltigera canina. Hier

bildet die Rinde durch stärkere Wucherung gleichfalls einen unverkennbaren Excipularrand. Gruppen von Gonidien ziehen sich unter der Hymenialscheibe hinweg. Es entstehen die Hymenien unterhalb der Rinde des Thallus, welche über der jungen Frucht den sogenannten Schleier bildet, der später abgesprengt wird. Auch vermögen die Hymenien durch marginales Wachsthum sich zu erweitern, indem unterhalb der Rinde neue Paraphysen und Ascogone entstehen[1]). Die Sporen sind verlängert-spindelförmig, mehrzellig, farblos.

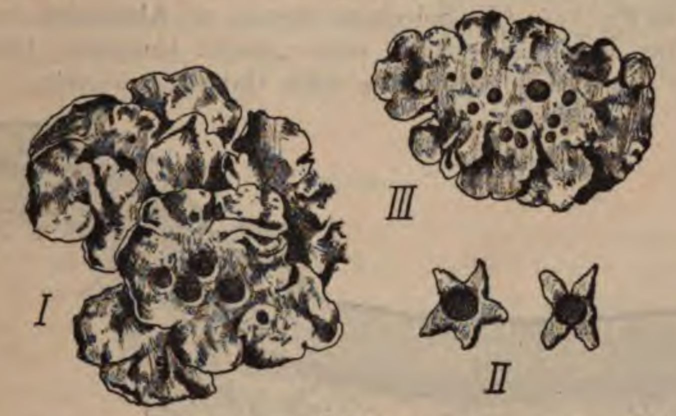


Fig. 177. *I* *Solorinina simensis $\left(\frac{1}{1}\right)$. *II* Solorinella Asteriscus $\left(\frac{6}{1}\right)$. *III* Solorina saccata $\left(\frac{1}{1}\right)$.

Nur ganz in Kürze gedacht sei hier der Genera Nephroma und Nephromium. Sie stimmen in Grösse und Gestalt des Thallus mit Peltigera und Peltidea überein und stellen auch insofern parallele Entwickelungsreihen dar, als Nephroma grüne, Nephromium Nostoc-Gonidien besitzt. In ihrem morphologischen Verhalten sind beide Gattungen einander analog. Die Apothecien entwickeln sich am Rande des Thallus wie bei Peltigera, aber der Thallusunterseite zugekehrt, und erst durch eine nachträgliche Krümmung des Thalluslappens werden sie nach aufwärts

---

1) Näheres über die Entwickelung der Apothecien von Peltidea und Peltigera findet sich in der Abhandlung von Fünfstück, Beitr. zur Entwickelungsgesch. d. Lichenen, Berlin 1884.

gedreht. Ueberdies ist der Thallus bei Nephroma und Nephromium auch auf der Unterseite berindet, wodurch eine Aehnlichkeit mit Sticta entsteht, die ich aber nicht für den Ausdruck eines phylogenetischen Zusammenhanges mit Sticta, sondern nur für eine Analogie halten kann. Mit der Berindung der Thallusunterseite fallen bei diesen Gattungen auch die Rippen hinweg.

49. *Solorina. Solorinina.*

In Fig. 177, *I* ist Solorinina simensis aus Abessinien, in *III* Solorina saccata gezeichnet; erstere besitzt blaugrüne, letztere grüne Gonidien, sonst stimmen beide Gattungen überein.

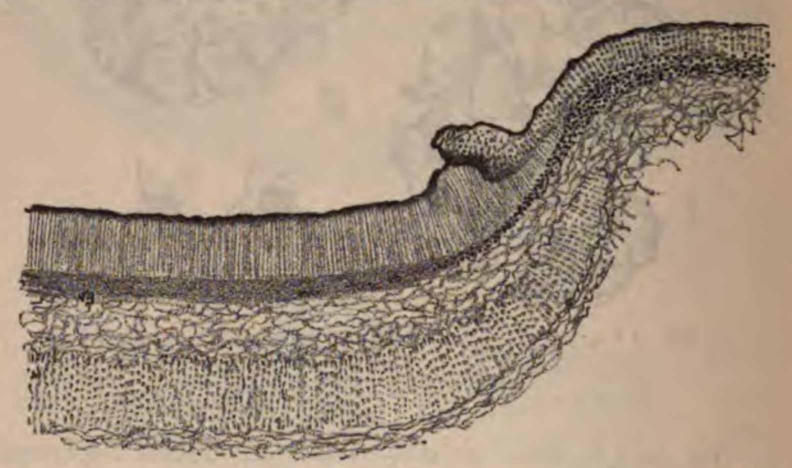


Fig. 178. Schnitt durch Thallus und Apothecium von Solorina saccata $\left(\frac{45}{1}\right)$.

Fig. 178 ist ein Durchschnitt durch die Hälfte eines jungen Apotheciums von Solorina saccata. Rechts erblickt man das vegetative Thallusgewebe mit dick berindeter Oberseite und rindenloser Unterseite; unterhalb des Apotheciums ist aber auch die Unterseite des Thallus berindet, wie schon Schwendener (l. c., S. 176) angiebt. Man bemerkt, dass diese Rinde der Unterseite nicht aus den äussersten Markfasern gebildet wird. Die Abbildung veranschaulicht zugleich das Zustandekommen des marginalen Flächenwachsthums der Apothecien, welches bei Solorina sehr beträchtlich ist. Man erkennt deutlich, wie zwischen

der Gonidienschicht und der Rinde neue Paraphysen entstehen, die sich schnell vertical zur Thallusfläche verlängern, die Rinde emporheben und in ringförmigen Zonen zuletzt absprengen. So kann nach und nach sich eine immer grössere Thallusfläche von Solorina in Apothecium umbilden, und bei einer Form von S. saccata, der var. spongiosa, deren Thallus aus relativ sehr kleinen Blättern besteht, wandelt sich zuletzt fast die ganze Oberfläche einer Thallusschuppe in ein Apothecium um.

Solorina stimmt mit Peltidea in der Morphologie des Thallus in allen wesentlichen Stücken überein, unterscheidet sich aber wesentlich durch die Sporen, die oval, zweizellig und bräunlich sind und eine Analogie zu denen von Physcia darbieten.

50. *Solorinella.*

Eine interessante kleine Flechte ist Solorinella Asteriscus, synonym mit Actinopelte Theobaldi (Fig. 177, *II*). Stizenberger[1]), dem wir eine genauere Beschreibung der Flechte verdanken, hat gezeigt, dass dieselbe in den Schläuchen etwa 50 farblose, zweizellige Sporen ausbildet; Gonidien finden sich in dichter Schicht und von grüner Farbe nur unterhalb des Hymeniums, die fünf oder vier sternförmig um das Apothecium herumstehenden Thalluslappen sind lediglich aus Hyphen gebildet und frei von Gonidien. Ich vermag diese Angaben Stizenberger's nur zu bestätigen und erblicke in den sternförmigen Lappen eigenthümliche Auswüchse des Fruchtgehäuses. An ganz jungen Exemplaren sind sie noch nicht vorhanden, hier sah ich nur einen aus pseudoparenchymatischer Rinde gebildeten Rand des Apotheciums, dieser Rindenrand wächst dann zu den sternförmigen Lappen aus. Die unterhalb des Hymeniums dicht gelagerten Gonidien müssen durch die durchscheinende Schlauchschicht hindurch Licht genug erhalten, um die Pflänzchen ernähren zu können. Eine genauere Bearbeitung der Entwickelungsgeschichte von Solorinella wäre erwünscht.

Ich möchte bei dieser Gelegenheit darauf hinweisen, dass die merkwürdige, in Südamerika gefundene Chrysothrix nolitangere

---

1) Ueber Actinopelte in Flora 1861, No. 1.

vielleicht eine andere, rudimentäre Form der Peltigereen sein könnte; die spindelförmigen mehrzelligen Sporen würden dafür sprechen. Andererseits erinnert diese auffallende Flechtenform auch an Heppia virescens. Leider kenne ich die Pflanze nur aus der Arbeit von Massalongo in Vol. V, Ser. 3, der Atti dell' Instituto veneto.

m) *Collemeen.*

Seit langer Zeit sind von den Lichenologen die Gallertflechten als eine besondere Gruppe angesehen worden. Die gelatinöse Beschaffenheit des Thallus ist allerdings ein Merkmal, das sich leichter durch Betastung mit der Hand feststellen, als in Worten definiren lässt.

Immerhin ist es diese eigenthümliche, ich möchte sagen äusserliche Beschaffenheit des Thallus nicht allein, welche die Gallertflechten vor den übrigen Flechten auszeichnet. Bei der grossen Mehrzahl derselben zeigt das Gewebe eine mehr weniger homöomere Structur. Freilich nicht bei allen, denn Leptogium ist gewiss nicht mehr homöomer zu nennen, namentlich nicht Arten, wie L. Hildenbrandi u. a. Auf der andern Seite haben wir Beispiele genug für das Vorkommen homöomerer Thalli unter den übrigen Flechten kennen gelernt.

Ein wichtiges Merkmal der Gallertflechten ist dies, dass sie nur Glauco-Gonidien besitzen, dass Chloro-Gonidien bei ihnen nicht vorkommen. Allein Glauco-Gonidien, und zwar speciell von der Gattung Nostoc gelieferte Gonidien, finden sich bei den Pannarieen und Peltigereen in grosser Ausdehnung. Es ist also auch dies kein entscheidendes Differenzmerkmal. Dazu kommt, dass die Früchte der Gallertflechten keine besonderen Kennzeichen darbieten, sondern die allgemeinen Merkmale der Parmeliaceen besitzen, so dass sie darum von Tuckerman dieser Tribus einverleibt wurden.

Man theilt die Gallertflechten zweckmässig ein in die beiden Familien der Collemeen und der Omphalarieen, von denen die erstere Nostoc-Gonidien besitzt, während die Gonidien der letzteren von Algen aus der Familie der Chroococcaceen geliefert werden.

Was zunächst die Collemeen anlangt, so ist ihre Verwandtschaft zu den Pannarieen jedenfalls eine äusserst nahe, und künftige Specialuntersuchungen werden erst endgiltig darüber zu entscheiden haben, ob die Trennung beider Familien sich vom Gesichtspunkte des natürlichen Pflanzensystems aus wirklich aufrecht erhalten lässt. Soweit mir die in Betracht kommenden Flechten bekannt geworden sind, möchte ich allerdings glauben, dass in den hier als Collemeen behandelten Gattungen selbstständige Entwickelungsreihen vorliegen, die von unvollkommenen morphologischen Gebilden ausgehend, theilweise zu blatt- und strauchförmigen Typen emporführen.

51. *Lecidocollema. Arnoldia. Pyrenocollema.*

Das erste der drei in der Ueberschrift genannten Genera ist mir unbekannt. Es wurde von Wainio (Brasil. I, S. 234 Anm.) gegründet auf das von Montagne zuerst beschriebene Collema opulentum aus Chile, weil dieses abweichend von den übrigen Arten von Collema biatorine Apothecien besitzt. Wenn Lecidocollema keine reducirte Form ist — nach Analogie von Pyxine — so würde man darin ein Anfangsglied der Reihe der Collemen zu erblicken haben, da diese lecanorine Früchte besitzen. Die einzelligen Sporen möchten für die Stellung als Anfangsglied sprechen.

Arnoldia minutula, von der wir Bornet eine treffliche Beschreibung und Abbildung verdanken (Recherches I, S. 91, Taf. 15), besteht aus kleinen, mehr weniger isolirten Thalluswarzen, die mit Rhizoidfasern im Boden haften; jede derselben entspricht einem von Mycelfäden durchwachsenen Nostoc-Kügelchen. Kurze Myceläste verwachsen mit den Algenzellen, was ein wichtiges Merkmal der Gattung ausmacht, die sonst Collema nahe steht. Die Früchte sind mit verengerter Mündung dem Thallus eingesenkt, wie bei Pertusaria communis, doch ohne sich zu theilen. — Es scheint, dass der Typus von Arnoldia eine weitere Fortbildung nicht erfahren hat, sondern dass das Anfangsglied zugleich auch das Endglied der Entwickelungsreihe darstellt.

Mit dem Namen Pyrenocollema tremelloides bezeichne ich eine, meines Wissens bisher nirgends beschriebene Flechte, über

deren Herkunft leider ein Dunkel waltet; doch werden Exemplare der Pflanze wohl in den grösseren Sammlungen mehrfach verbreitet sein. Sie sind edirt worden ohne Namen und Standort unter No. 249 in Lojka's Lichenotheca universalis; der Herausgeber ist darüber hinweggestorben, ohne den betreffenden Fascikel seines Exsiccatenwerkes mit Etiketten versehen zu haben. Die Exemplare befinden sich im eingetrockneten Zustande, doch ohne gepresst zu sein, in einer kleinen Pappschachtel.

Die aufgeweichten Pflanzen machen den Eindruck eines erdbewohnenden Nostoc, gehören aber nicht in den Formenkreis von Nostoc commune; ihr grösster Durchmesser schwankt zwischen 15 und 5 mm.

Es sind faltig gelappte Gallertklumpen ohne irgend welche Differenzirung von Rücken- und Bauchfläche. Schon mit blossem Auge bemerkt man, dass sie allseitig, auf der ganzen Oberfläche, mit dunklen Pünktchen besetzt sind. Die mikroskopische Untersuchung ergiebt, dass diese dunklen Pünktchen dicht unter der Oberfläche liegende Perithecien und Pycniden sind, während die Gallerte des Nostoc gleichförmig von dünnen, geschlängelten Hyphen durchzogen wird, wie bei einem typischen Collema. In Fig. 179 ist unter *I* ein grösseres Exemplar in natürlicher Grösse gezeichnet. *II* zeigt einen Durchschnitt des ganzen Thallus bei Loupenvergrösserung, die Apothecien und Pycniden kommen auf allen Seiten vor. In *III* ist ein kleineres Stück eines Thallusdurchschnitts mit einer Pycnide, in *IV* der Durchschnitt eine der krugförmigen Schlauchfrüchte mit den zweizelligen Sporen dargestellt. Bemerkenswerth ist der eigenthümliche Ansatz zu einer Gewebedifferenzirung, der in *II* und *III* hervortritt; das abweichende Aussehen der Mittelschicht beruht darauf, dass hier die Nostoc-Schnüre und die Hyphen vorwiegend in einer zur Oberfläche des Thalluslappens parallelen Richtung verlaufen.

Ausdrücklich sei noch hervorgehoben, dass das mikroskopische Bild der Durchschnitte nicht den geringsten Anlass dafür bietet, die Pycniden und Perithecien von Pyrenocollema einem auf einem sterilen Collema wachsenden parasitischen Kernpilze zuzuschreiben, da andere Hyphen, als die zu den Fructificationsorganen gehörigen, im Thallus von Pyrenocollema nicht

vorkommen. Diese Hyphen durchziehen ein Nostoc, nicht einen Collema-Thallus. Damit ist die Zugehörigkeit zum Genus Obryzum, einem auf Leptogium vorkommenden Parasiten, ausgeschlossen.

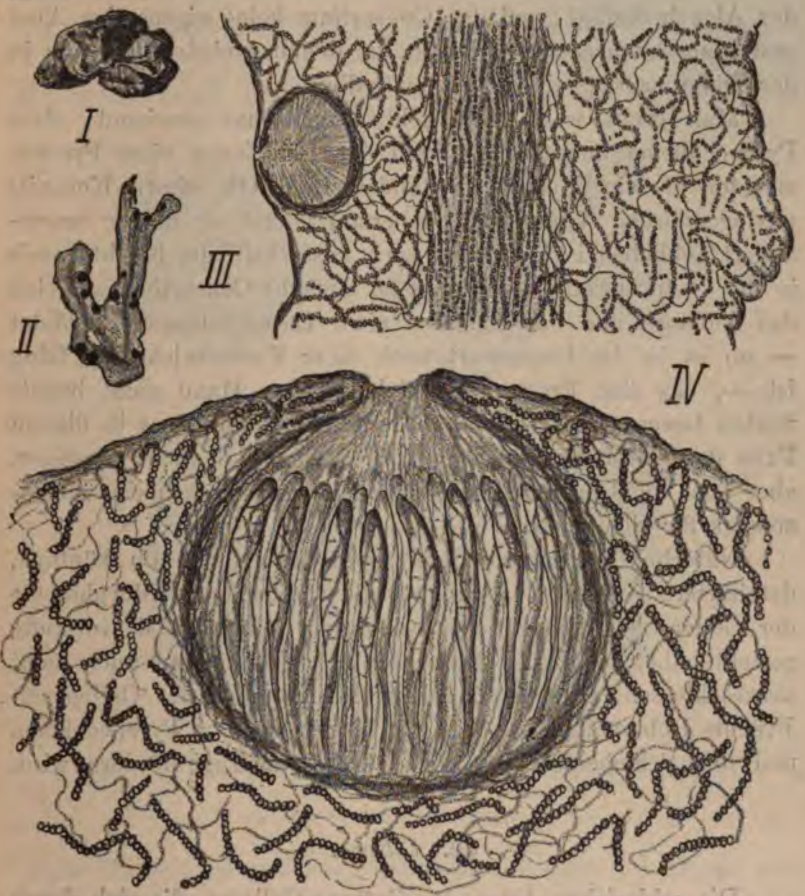


Fig. 179. *I* *Pyrenocollema tremelloides $\left(\frac{1}{1}\right)$. *II* Durchschnitt $\left(\frac{3}{1}\right)$. *III* Gewebe des Thallus und Pycnide $\left(\frac{200}{1}\right)$. *IV* Durchschnitt eines Apotheciums $\left(\frac{400}{1}\right)$.

Pyrenocollema tremelloides ist jedenfalls die einfachst gebaute Flechte unter allen Collemeen. Der äussere Umriss des Nostoc hat gar keine Veränderung erfahren, namentlich ist unter dem Einflusse des Pilzes nicht einmal eine Ober- und Unterseite

entstanden, nur der leichte Anfang einer histologischen Differenzirung ist gemacht. In diesem Falle würde man auch ohne jeden Einwand von einem, im Nostoc parasitisch lebenden Pilze sprechen dürfen, da sich der Pilz schwerlich an der Ernährung der Alge betheiligt, und das Consortium keine eigenartige Ausgestaltung erfahren hat. Es ist die denkbar niedrigste Stufe in der Differenzirung eines Flechtenthallus.

Man greift wohl nicht fehl, wenn man annimmt, dass Pyrenocollema unmittelbar durch das Eindringen eines Pyrenomyceten in ein Nostoc entstanden ist. Ob dieser Kernpilz phylogenetische Veränderungen erfahren hat — ob er unverändert geblieben ist — ob er auch ausserhalb der Flechte noch in der Natur existirt — ob dies so einfache Consortium zugleich das Anfangs- und das Endglied einer Entwickelungsreihe bildet — ob es in der Gegenwart noch einer Fortentwickelung fähig ist —, das sind Fragen, die sich vor der Hand nicht beantworten lassen. Nur soviel lässt sich behaupten, dass in diesem Falle das Consortium in Bezug auf Assimilation nicht günstiger, aber auch nicht ungünstiger gestellt ist, als der zugehörige Algenconsors für sich allein.

Natürlich muss auch dahin gestellt bleiben, ob künftige, detaillirtere Untersuchungen über die vergleichende Morphologie der Collemeen Pyrenocollema bei diesen, wohin ich sie vorläufig gestellt habe, endgiltig belassen werden. Es ist aber auch nicht ausgeschlossen, dass das vergleichende Studium der Collemeen-Früchte Uebergänge zwischen der Krugfrucht von Pyrenocollema und den Scheibenfrüchten von Collema zu Tage fördern wird.

52. *Collema.*

Die zahlreichen Arten der Gattung Collema, die sich durch lecanorine Scheibenfrüchte von Pyrenocollema scharf unterscheidet, bilden in der Gestalt und Gliederung ihres Thallus bemerkenswerthe Anpassungsformen an die Aufgabe der Assimilation, die in den meisten Fällen über die morphologische Ausprägung der zu Grunde liegenden Nostoc-Formen, unter denen wohl das kleine Nostoc lichenoides vorwiegt, weit hinausgreifen.

Die meisten Arten sind ihrem Umrisse nach Laubflechten, die vereinzelt sogar Strauchform annehmen (C. cladodes, vergl. Tuckerman, l. c., S. 89), in mehreren Fällen aber auch der Krustenform sich nähern. Fig. 180, *I* ist Collema pulposum mit mehreren jungen und fünf alten, hell erscheinenden Apothecien. Die Pflanze besitzt einen rosettenförmigen Wuchs, der dem Erdboden anliegende Thallus wächst strahlenförmig und peripherisch

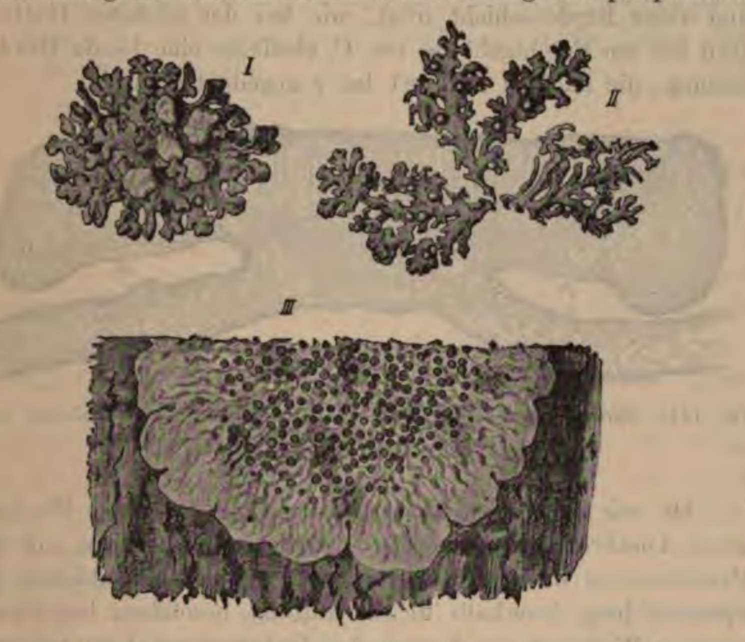


Fig. 180. *I* Collema pulposum $\left(\frac{1}{1}\right)$. *II* C. multipartitum $\left(\frac{1}{1}\right)$. *III* Hälfte von C. nigrescens $\left(\frac{1}{1}\right)$.

unter Dichotomie und Polytomie seiner Lappen, die flach, wenn auch etwas fleischig sind. Aehnlich, doch noch mehr zerschlitzt sind die Thallusabschnitte des in *II* dargestellten C. multipartitum, während *III* C. nigrescens, das auf Baumrinden wächst, grosse, am Rande gekerbte Kreisscheiben bildet von so dünnhäutiger Beschaffenheit, wie eine Ulva oder Porphyra.

Bei keiner dieser drei Arten kann meines Erachtens davon die Rede sein, dass die Alge oder der Pilz die Gestalt der Flechte bestimme; diese ist unzweifelhaft eine vom Consortium

erworbene Eigenschaft, sie nähert sich weit mehr der Körperform von Ulva, Aneura und verschiedenen Florideen, als derjenigen eines Pilzes oder eines Nostoc.

Die Frucht von Collema zeigt ein mehr oder weniger entwickeltes Thallusgehäuse. In Fig. 181 ist ein Durchschnitt des schüsselförmigen Apotheciums von Collema cheileum gezeichnet. Während sonst der Thallus von Collema nahezu homöomer ist und keine Rindenschicht trägt, wie bei der nächsten Gattung, fand ich am Fruchtgehäuse von C. cheileum eine locale Rindenbildung, die auch in Fig. 181 bei *r* angedeutet wurde.



Fig. 181. Durchschnitt durch Thallus und Frucht von Collema cheileum; bei *r* locale Berindung $\left(\frac{70}{1}\right)$.

Da wir annehmen dürfen, dass Collema durch Flechten, deren Apothecien denen von Lecidocollema entsprachen, mit den Patellariaceen verbunden war, ist die grosse Mannigfaltigkeit der Sporenbildung innerhalb dieser Gattung besonders bemerkenswerth. Während die Sporen der Untergattung Lempholemma einzellig sind, finden sich bei dem Subgenus Synechoblastus nadelförmig-mehrzellige, bei Eucollema mauerförmig-vieltheilige Sporen. Die Sporenentwickelung geht also viel weiter, als z. B. in der Familie der Pannarieen oder gar in der Gattung Parmelia, welcher Collema sich sonst durch den Thallus und die Apothecien nähert. Eine genauere Prüfung, ob nicht das Genus Collema besser in mehrere zu zerlegen sei, wäre sehr erwünscht.

53. *Leptogium.*

Leptogium unterscheidet sich von Collema am schärfsten durch die deutlich ausgeprägte Heteromerie des Thallus, der von

einer gewöhnlich einschichtigen, mitunter aber auch 3—5 schichtigen pseudoparenchymatischen Rinde bekleidet ist. Auch die Nostoc-Schnüre im Innern weichen bei zahlreichen Arten ab von denen der Collema-Arten.

Leptogium besitzt Scheibenfrüchte, die bei einigen Arten eine Hinneigung zur Urnenform zeigen. Der Thallus ist ausserordentlich mannigfaltig gebildet: im einfachsten Falle stellt er feinkörnige Krusten dar, andere Arten bilden einen dünnhäutigen, am Rande oft tief zerschlitzten Laubkörper, noch andere sind strauchartig entwickelt.

Nachstehend einige Beispiele.

Leptogium quadratum bildet einen feinkörnigen Anflug auf Rinde. In Fig. 182 ist bei *I* ein kleines Stück solcher Kruste gezeichnet. Man bemerkt ein Netzwerk feiner, horizontal verlaufender Hyphen, denen kleine, mehr weniger kugelige Klumpen aufsitzen: es sind Nostoc-Kügelchen, die von Hyphenfasern durchsetzt werden und von einer parenchymatischen Rindenschicht umgrenzt sind. Einige dieser kleinen Thalli sind erheblich vergrössert und tragen an der Oberfläche je ein eingesenktes Apothecium. Die Art entspricht der Entwickelungsstufe von Arnoldia minutula; bei beiden Pflanzen ist die Körpergrösse so gering, dass sie leicht vom Sonnenlicht durchstrahlt werden, und genügt daher ihre Nostoc ähnliche Gestalt den Aufgaben der Assimilation. Fig. 182, *II* ist ein Exemplar von L. Hildenbrandii in natürlicher Grösse. Der Thallus ist einblätterig, centrifugal entwickelt, am Rande grob gelappt, von papierartiger Consistenz. — Andere laubartige Species besitzen einen ganz dünn membranösen Thallus, den zartesten Nitophyllen vergleichbar, so L. lacerum, welches vielfach zertheilt und am Rande in feine Fransen zerspalten ist. Die strauchförmigen Arten hingegen besitzen einen ovalen bis kreisförmigen Querschnitt der Aeste, sind aber gewöhnlich sehr klein. Fig. 182, *III*, *IV*, *V* sind L. tenuissimum gewidmet. *III* ist ein Stück aus einem dem unbewaffneten Auge als Kruste erscheinenden Rasen. *IV* ein Ast mit einzelnen, der Oberfläche entspringenden, haarartigen Hyphen; *V* der Querschnitt eines ganz dünnen Zweiges, man sieht die deutlich abgesetzte Rinde und die derselben entspringenden Haare, die Hyphen des Innern und die Gonidienschnüre laufen der Längsachse

des Zweiges parallel, wodurch ein pseudoparenchymatischer Bau des Gewebes zu Stande kommt. Uebrigens muss ich gestehen,

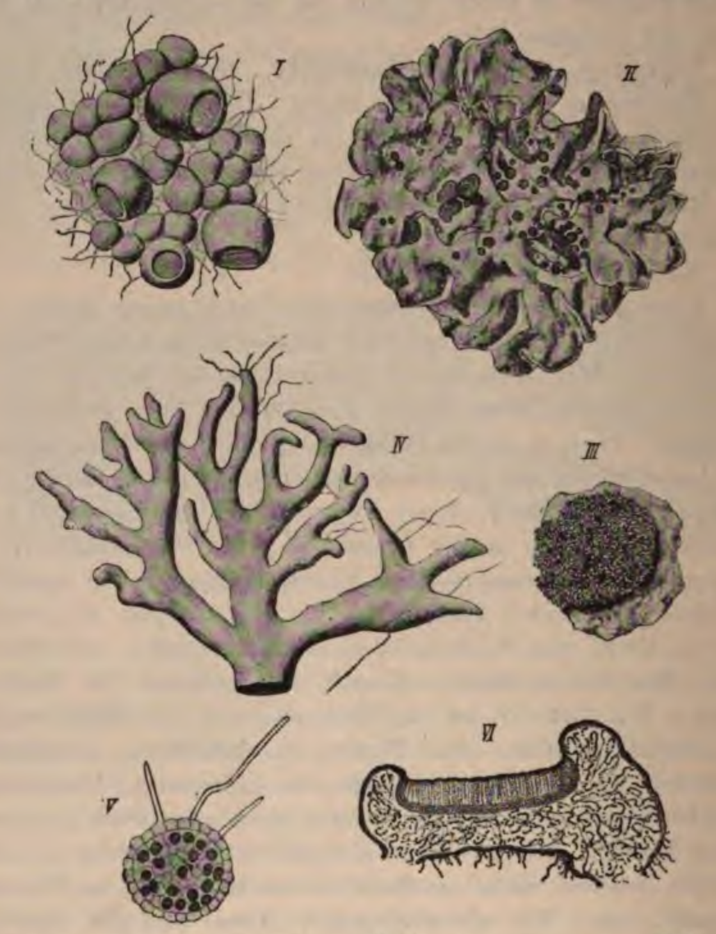


Fig. 182. *I* Leptogium quadratum $\left(\frac{50}{1}\right)$. *II* L. Hildenbrandii $\left(\frac{1}{1}\right)$. *III* Rasen von L. tenuissimum $\left(\frac{3}{1}\right)$. *IV* Einzelner Ast davon $\left(\frac{25}{1}\right)$. *V* Querschnitt eines der dünnsten Zweige $\left(\frac{300}{1}\right)$. *VI* Durchschnitt eines Apotheciums von L. Hildenbrandii $\left(\frac{30}{1}\right)$.

dass, nachdem die Zeichnung schon hergestellt war (nach einem von Arnold in Lich. Monac. unter No. 73 ausgegebenen Exemplar), ich doch wieder zweifelhaft geworden bin, ob die letzt-

erwähnte Form nicht richtiger zur Gattung Polychidium zu stellen sei.

Die Sporen von Leptogium sind in ähnlicher Weise vielgestaltig, wie diejenigen von Collema. — Ich bin geneigt zu glauben, dass beide Gattungen selbstständige, parallele Entwickelungsreihen darstellen.

Unbekannt blieb mir Nylander's Genus Pyrenidium. Pyrenidium actinellum besitzt nach Crombie's Darstellung einen kleinen, sternförmig in wenig verzweigte, stielrunde Aeste zertheilten Thallus. Der anatomische Bau stimmt mit dem von Leptogium überein, eine parenchymatische Rindenschicht ist vorhanden, die Gonidien sind zu Schnüren gereiht. Die Früchte sind eingesenkt und krugförmig und entsprechen denen von Pyrenocollema (vergl. Crombie, British Lichens, S. 81, Fig. 21).

n) Omphalarieen.

Die Omphalarieen, welche Th. Fries Gloeolichenen genannt hat, unterscheiden sich von den Collemeen generell dadurch, dass die Gonidien von Chroococcaceen, insbesondere von Arten der Gattung Gloeocapsa gebildet werden; auch ist ein Eindringen von Hyphenästen in die Gonidien oder wenigstens ein Verwachsen beider histologischen Elemente hier die Regel.

Die Omphalarieen bilden eine neben den Collemeen stehende Flechtengruppe. Man darf wohl annehmen, dass zuerst saprophytische Ascomyceten auf und in den Gallertcolonien der Gloeocapsen sich ansiedelten, dass sie zunächst ein willkommenes Substrat fanden, ihre Hyphen darin wuchern zu lassen, dass es endlich durch wechselseitige Anpassung von Pilz und Alge zur Bildung von Consortien kam, deren höhere Formen in der Eigenart ihrer morphologischen Begrenzung kaum hinter den vollkommensten Flechten zurückbleiben und eine grosse Mannigfaltigkeit der Formen hervorbringen.

Wir besitzen aus neuerer Zeit eine vortreffliche Monographie dieser interessanten Gallertflechten: Forssell, Beiträge zur Kenntniss der Anatomie und Systematik der Gloeolichenen, Stockholm 1885. Dies Buch wurde für die Abgrenzung der Gattungen den nachstehenden Skizzen zu Grunde gelegt.

54. *Cryptothele.* *Pyrenopsis.*

Die mir unbekannt gebliebene Gattung Cryptothele bildet nach den Beschreibungen Forssel's den unvollkommensten Typus des Omphalarieen-Thallus. Sie besteht aus einfachen Gloeocapsa-

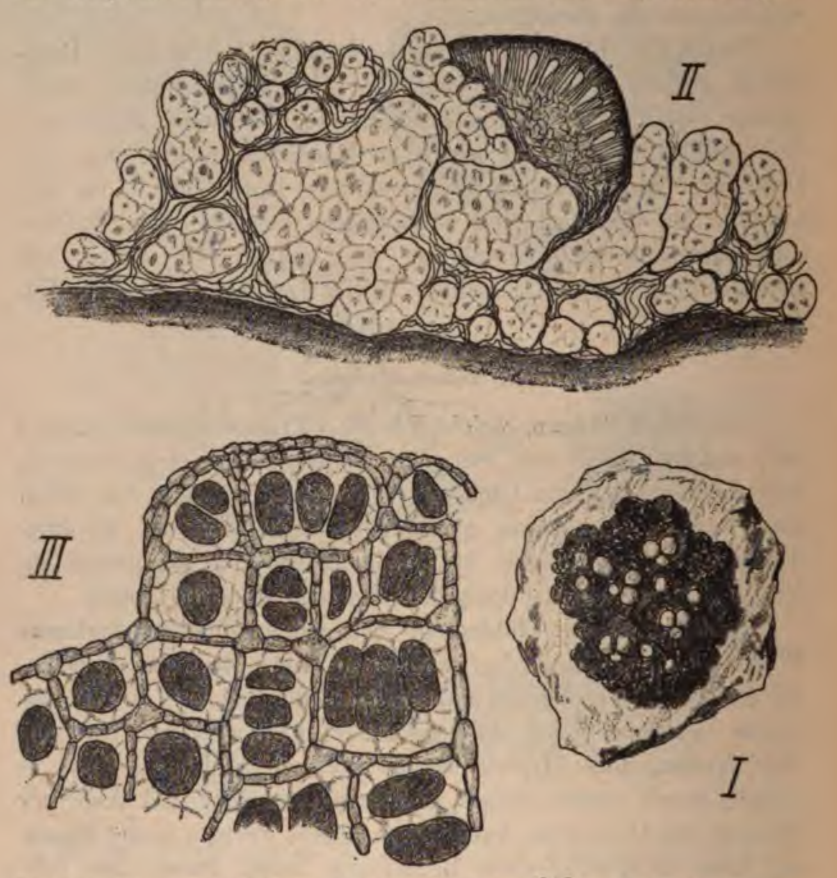


Fig. 183. Pyrenopsis pulvinata. *I* Rasen der Flechte $\left(\frac{3}{1}\right)$. *II* Durchschnitt von Thallus und Apothecium $\left(\frac{60}{1}\right)$. *III* Hyphen und Gonidien $\left(\frac{600}{1}\right)$.

Klumpen, die von Hyphen durchsetzt werden, an denen krugförmige Apothecien mit punktförmiger Mündung entstehen, die Sporen sind zweizellig, farblos — ein Seitenstück zu Pyrenocollema der vorigen Familie. Doch sind, wie das Nachstehende

ergeben wird, die krugförmigen Apothecien bei den Omphalarieen weit häufiger, als bei den Collemeen.

Etwas höher entwickelt ist das Genus Pyrenopsis. P. pulvinata bildet körnig-schuppenförmige Krusten an Felsen, die den im Hochgebirge an den gleichen Standorten vorkommenden Krusten von Gloeocapsa ähnlich sind. In Fig. 183, *I* ist eine solche Kruste abgebildet, in *II* ein Längsschnitt durch die Kruste und durch ein Apothecium. Die Hyphen verlaufen hier sowohl zwischen, als auch innerhalb der Gloeocapsa-Colonien. Die Hyphen besitzen ein der Gloeocapsa-Gallerte sehr ähnliches Lichtbrechungsvermögen, so dass sie sich im Innern nur durch gute Systeme unterscheiden lassen (*III*). Sie bilden ein Netzwerk zwischen den Algenzellen. Die Früchte sind bei den einzelnen Arten bald mehr krugförmig, bald mehr scheibenförmig. Sporen einzellig, farblos.

55. *Synalissa.*

Die Gattung Synalissa zeigt Krusten, die sich aus deutlich abgegrenzten, keulenförmigen, mehr weniger verzweigten Consortien zusammensetzen. In Fig. 184, *I* ist S. ramulosa bei dreifacher Vergrösserung dargestellt, in *II* ein einzelnes Consortium mit einigen Auszweigungen und drei dem Thallus eingesenkten Apothecien. Die Sporen sind einzellig, farblos. Die mit Rhizinen im Boden befestigte Flechte besitzt schon eine ziemlich scharf herausmodellirte Körperform, die an eine kleine Chylocladia erinnert, sie steht aber darin Pyrenopsis noch nahe, dass die Gloeocapsa-Zellen sich gleichmässig durch den Thallus vertheilt zeigen, und eine im Zusammenhange mit der Assimilationsfunction stehende Gewebedifferenzirung tritt nur darin hervor, dass die



Fig. 184. *I* Synalissa ramulosa $\left(\frac{3}{1}\right)$. *II* Ein einzelnes Individuum mit drei Apothecien $\left(\frac{35}{1}\right)$.

innersten Zellfamilien einen weniger lebenskräftigen Eindruck machen, als die an der Oberfläche gelegenen[1]).

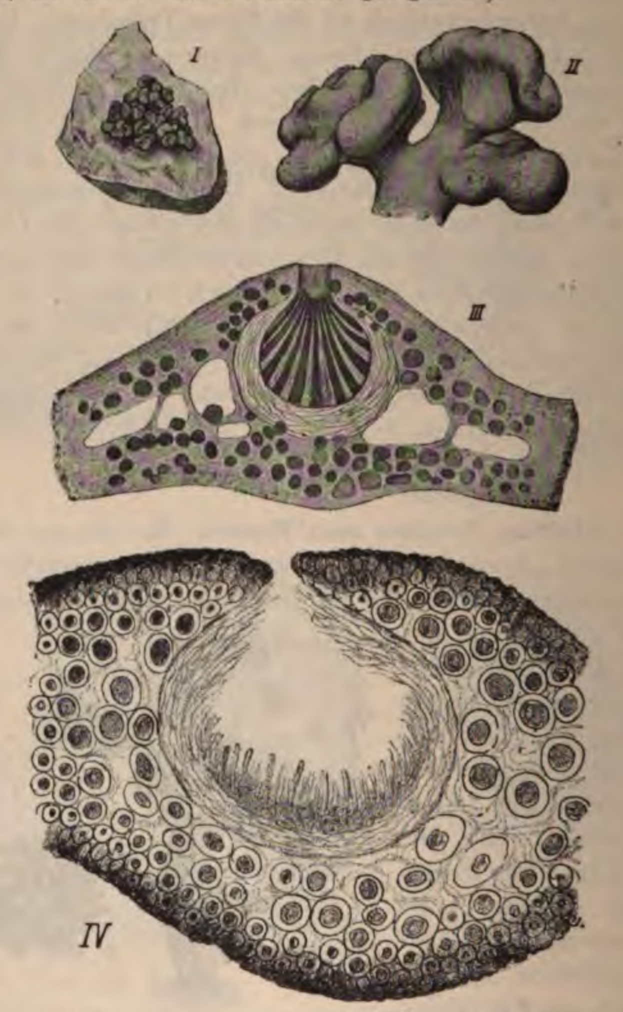


Fig. 185. *I* Phylliscum Demangeoni $\left(\frac{3}{1}\right)$. *II* Einzelne, verzweigte Pflanze $\left(\frac{15}{1}\right)$. *III* Durchschnitt von Thallus und Apothecium, letzteres schematisirt $\left(\frac{130}{1}\right)$. *IV* Genauerer Durchschnitt einer Frucht $\left(\frac{300}{1}\right)$.

1) Vergl. zu Synalissa: Bornet, Description de trois lichens nouveaux. Cherbourg 1856.

56. *Phylliscum.*

Phylliscum Demangeonii bildet für das unbewaffnete Auge Krusten, die sich bei Loupenvergrösserung in kleine distincte Schuppen auflösen (vergl. Fig. 185, *I*). Etwas stärkere Vergrösserung ergiebt, dass diese Schuppen kleine, senkrecht zum einfallenden Licht ausgebreitete Schilder sind, die mit kurzem, manchmal verzweigtem Stiele dem Substrate aufsitzen (*II*). Es ist ein kleiner, laubartig-strauchiger Thallus mit unverkennbarer Anpassung seiner bereits hinlänglich fixirten Form an die Aufgabe der Assimilation. Die Gonidien, welche nach Schwendener von Chroococcus turgidus gebildet werden, sind im Thallus ziemlich gleichförmig zerstreut, wenn man von den schleimerfüllten Lacunen absieht. Die Früchte sind krugförmig, eingesenkt (*III*, *IV*). Sporen einfach, farblos.

57. *Anema.*

Anema Notarisii ist Phylliscum im Habitus des Thallus nicht unähnlich, unterscheidet sich aber scharf durch die scheibenförmige Frucht (vergl. Fig. 186, *I*—*III*). In *I* ist eine auf Stein wachsende Kruste in natürlicher Grösse gezeichnet; in *III* ein Stück mit zwei berandeten Apothecien in der Ansicht von oben, in *II* ein ähnliches Stück im Durchschnitt. Die Gonidien sind ziemlich gleichförmig vertheilt, die Apothecien lecanorin, die Sporen einfach, farblos.

58. *Omphalaria.*

Sehr vielgestaltig ist das Genus Omphalaria, deren Früchte bald mehr schüsselförmig, bald mehr krugförmig ausgebildet sind. Die Sporen sind einfach, farblos. In den Formen des Thallus gelangt die Anpassung an die Assimilation zum klarsten Ausdruck. Der anatomische Bau des Thallus ist ziemlich heteromer, indem die Gonidien sich vorwiegend an der Oberfläche anhäufen und eine gonidienarme Markschicht einschliessen. In Fig. 186, *IV* ist ein Thallus von O. Girardi in natürlicher Grösse gezeichnet. Derselbe ist blattartig flach, mit einem nabelartigen

Fusse auf dem Substrat befestigt, die Oberfläche erscheint punktirt durch kleinere und grössere eingesenkte Früchte. In Fig. 186, *V* ist ein Stück aus einem der kissenförmigen Rasen von O. pulvinata abgebildet, bei dreifacher Vergrösserung. Die Pflanze erinnert an eine kleine Cetraria, die Thallusform entspricht etwa derjenigen von Chondrus crispus. Die Art ist äusserst vielgestaltig, bald mehr blattartig, bald mehr strauchförmig, auch darin gleicht sie manchen variablen Florideen.



Fig. 186. *I* Anema Notarisii $\left(\frac{1}{1}\right)$. *II* Durchschnitt $\left(\frac{20}{1}\right)$. *III* Flächenansicht $\left(\frac{20}{1}\right)$. *IV* Omphalaria Girardi $\left(\frac{1}{1}\right)$. *V* Omphalaria pulvinata $\left(\frac{3}{1}\right)$.

59. *Paullia.*

An Omphalaria schliesse ich Paullia pullata. Diese Flechte besteht aus rosettenförmig wachsenden, etwas succulenten, am Rande eingeschnittenen, sich dachziegelartig deckenden Läppchen, welche an die kleineren Aneura-Arten erinnern und wie diese in ihrer blattartigen Ausprägung der Assimilation angepasst sind.

Das aus den amorphen Gloeocapsa-Massen und dem Pilze gebildete Consortium ist hier zu einer durchaus eigenartigen Pflanzenform geworden. Fig. 187, *I* zeigt ein Pflänzchen in doppelter natürlicher Grösse, *II* ist ein Lappen in der Ansicht von oben mit fünf eingesenkten Apothecien; *III* ein Durchschnitt mit einem Apothecium; *IV* ein Stück dieses Durchschnittes, stärker vergrössert. Man sieht, wie die Gonidien vollkommen

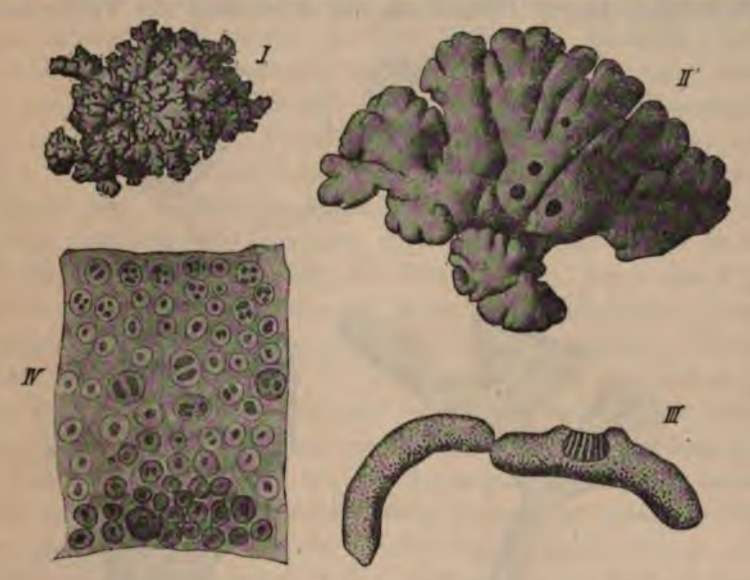


Fig. 187. *I* *Paullia pullata $\left(\frac{2}{1}\right)$. *II* Eine Thallusschuppe mit Apothecien $\left(\frac{14}{1}\right)$. *III* Durchschnitt von Thallus und Apothecium $\left(\frac{20}{1}\right)$. *IV* Gewebe $\left(\frac{200}{1}\right)$.

gleichförmig durch die ganze Dicke des zarten Thallus verbreitet sind, doch machen die an der Unterseite des Laubes gelegenen, dunkler gefärbten Gloeocapsa-Zellen einen degenerirten Eindruck, vielleicht sind sie functionslos geworden.

60. *Peccania.*

Während Paullia an den Typus laubartiger Lebermoose und Meeresalgen, z. B. Squamarieen oder Zonaria erinnert, bringt

Peccania coralloides in seinen eigenthümlichen Krusten unter Anknüpfung an Synalissa eine niedrige, einfache Strauchform zum Ausdruck, wie sie unter den Algen uns besonders in den Arten des Genus Lithothamnion entgegentritt. Die Früchte sind lecanorin, die Sporen einzellig, farblos. In Fig. 188, *I* ist ein kleiner Rasen dargestellt; *II* und *III* sind sterile Pflänzchen mit Rhizinen, *IV* ein grösseres Exemplar mit Apothecium; *V* ist der Längsschnitt eines jungen Pflänzchens mit Andeutung der Vertheilung



Fig. 188. *I* Peccania coralloides $\left(\frac{3}{1}\right)$. *II* u. *III* Junge Pflanzen $\left(\frac{15}{1}\right)$. *IV* Pflanze mit Apothecium $\left(\frac{15}{1}\right)$. *V* Längsschnitt einer jungen Pflanze $\left(\frac{40}{1}\right)$.

der Gonidien; dieselben liegen dicht gedrängt unter der Oberfläche, in sehr locker vertheilten Nestern im Innern des Thallus, der dadurch ziemlich heteromerisch wird, eine unzweifelhafte Anpassung an die Assimilation des Gesammtconsortiums, welches hierin eine physiologisch begründete Differenzirung seines Gewebes zum Ausdruck bringt. — Bemerkenswerth erscheint mir die grosse habituelle Uebereinstimmung zwischen Peccania und

Thalloidima (vergl. diese Abhandl. Fig. 32, S. 96). Ob hier wirklich nur Analogie der Bildung vorliegt?

Wenn ich an diese Vorführung einiger Beispiele von Omphalarieen noch ein paar allgemeine Bemerkungen knüpfen darf, so möchte ich zunächst darauf hinweisen, dass hier ebensowenig wie bei anderen Flechten der Pilz durch seine Gewebebildung die Gestalt des Thallus zu bestimmen scheint. Die Algen überwiegen so sehr an Masse, dass der Pilz ihnen gegenüber morphologisch in der That den Eindruck eines parasitischen Hyphomyceten macht. In den einfacheren Gattungen dieser Flechtenfamilie finden wir gestaltlose Gloeocapsa-Krusten, wie sie an Felsen im Hochgebirge vorkommen, einfach von Pilzfäden durchwuchert. Hier könnten wir die Algencolonie als formbestimmenden Factor bezeichnen. Bei den höher organisirten Gattungen dagegen wird die Form weder durch die Alge noch durch den Pilz, sondern durch das Consortium selbst bedingt, das im Wege der Anpassung zu einer selbstständigen morphologischen Einheit geworden ist. Daraus folgt, dass auch innerhalb der Omphalarieen sich eine autonome phylogenetische Entwickelungsreihe zu erkennen giebt, wenn wir nicht annehmen wollen, dass die einzelnen Omphalarieen mit einzelnen Lecideen etc. phylogenetisch zusammen gehören. Ich möchte glauben, dass die Reihe keineswegs besonders jung ist, und dass auch hier die meisten Typen stabilisirt sind, nur haben es die Omphalarieen in ihrer phylogenetischen Entwickelung, was Gestalt und namentlich Grösse anlangt, weniger weit gebracht, als andere Flechtengruppen. Dass die in ihrem Thallus enthaltenen Chroococcaceen auch heute noch als freilebende Algen vorkommen, kann nicht wohl bezweifelt werden, während die Ascomyceten, die mit ihnen das Consortium eingingen, im isolirten Zustande nicht bekannt sind.

Von besonderem Interesse ist die ausserordentliche Variabilität in der Form der Schlauchfrüchte, die alle Uebergänge von der Scheibenfrucht zur Kernfrucht aufweist. Trotzdem bin auch ich der Meinung, dass die von Forssell getroffene Definition und Eintheilung der Gruppe die richtige ist, und dass man nicht etwa einen Theil derselben zu den Discolichenen, einen anderen Theil zu den Pyrenolichenen zu stellen hat. Sind doch innerhalb

eines Gattungstypus die Uebergänge vorhanden! Mir scheint dies Verhalten wichtig genug, um die Aeusserung Forssell's darüber im Wortlaut wiederzugeben. In seinem Buche über die Gloeolichenen heisst es Seite 27:

„Die Unveränderlichkeit, welche in Bezug auf die gegenseitige Stellung und Anordnung des Ascus- und des Hüllapparates in den Apothecien der Flechten im Allgemeinen zu finden ist, sucht man bei den Gloeolichenen vergeblich. Freilich findet man bei diesen sowohl offene als geschlossene Apothecien, aber die Grenze dieser beiden Typen untereinander ist bei den Gloeolichenen weniger bemerkbar, als bei den meisten anderen Flechten. Sogar bei derselben Gattung findet eine nicht unbedeutende Mannigfaltigkeit in Bezug auf das Aussehen der vollständig entwickelten Apothecien statt (Synalissa, Omphalaria). In der Gattung Pyrenopsis sind die Apothecien bei den meisten Arten deutlich offen, bei anderen sind sie wiederum dem Aussehen nach den geschlossenen sehr ähnlich."

Ich wiederhole, dass ich mich dieser Auffassung, die übrigens auch von Nylander getheilt wird, anschliesse, und dass ich nicht glaube, ein Botaniker, der selbst zahlreiche Omphalarieen untersucht hat, werde diese Pflanzen auseinander reissen und einen Theil zu den Discolichenen, einen anderen als Parallelgattungen zu den Pyrenolichenen stellen, zumal dann eine Reihe von Arten schwierig unterzubringen sein würde. Höchstens Phylliscum würde er vielleicht wegen der ganz ausgesprochenen Perithecienbildung neben Endocarpon zu stellen geneigt sein. Damit ist auch bei diesen Flechten die Frage aufgeworfen, welche eines eingehenden Studiums bedarf, ob der Uebergang von offenen zu geschlossenen Flechtenfrüchten und umgekehrt sich nicht häufiger und in verschiedenen Flechtengruppen vollzogen hat, so dass es zweifelhaft erscheinen muss, ob die übliche Eintheilung in Discolichenen und Pyrenolichenen überhaupt phylogenetisch begründet ist.

E. Verrucariaceen.

Die Verrucariaceen im Sinne Tuckermans entsprechen den Lichenes angiocarpi der älteren Autoren. Sie sind charakterisirt durch Schlauchfrüchte, welche denen der Pyrenomyceten gleichen. Speciell von den Sphaeriaceen dürften die Verrucariaceen sich ableiten lassen.

Für uns kommt die morphologische Differenzirung des Thallus innerhalb der Tribus in Betracht, und da lässt sich generell eine gewisse Armuth der Formen bei den Verrucariaceen constatiren, wenn auch im Vergleich der Gattungen untereinander eine fortschreitende Entwickelung vom Niederen zum Höheren zu erkennen ist, welche sich analog verhält den in den übrigen Tribus zur Ausbildung gelangenden Organisationsstufen.

Ganz ausserordentlich wechseln die Ansichten der Lichenologen über Begriff und Abgrenzung der Gattungen bei den Verrucariaceen. Dieselbe wird erschwert durch den Umstand, dass die Bildung der Sporen in dieser Tribus eine ungemein mannigfaltige ist. Wollte man die hierher gehörigen Flechtentypen eintheilen nach den von den Mycologen auf die Pyrenomyceten angewendeten Principien, also vor allem die Sporen berücksichtigen, so würde man zu sehr zahlreichen Genera gelangen. Im Gegensatz dazu hat Nylander alle oder doch die meisten Verrucariaceen mit unvollkommnerem Thallus in die eine Gattung Verrucaria vereinigt, und da aus der Literatur hervorgeht, dass die Gattungsfrage in dieser Flechtengruppe noch keineswegs als gelöst angesehen werden kann, so folge ich Nylander, indem ich dem Genus Verrucaria einen weiteren Umfang gebe, als die Mehrzahl der Lichenologen es thut.

1. *Verrucaria.*

Als einfachster Typus von Verrucaria mag die auf Lehmboden wachsende V. (Thelidium) minutula angesehen werden. Der Thallus ist wie bei Biatora uliginosa, Callopisma sinapispermum u. a. m. ein spinnwebiger, d. h. er besteht aus isolirten Hyphen,

welche in und auf dem Substrate wuchern und stellenweise Klumpen von Gonidien umspinnen, die, wie Stahl[1]) gezeigt hat, von der Alge Pleurococcus gebildet werden (Fig. 189). Aus den Hyphen entspringen die einzeln stehenden, krugförmigen Apothecien, welche denen einer Sphaeriacee gleichen. Die Sporen sind zweizellig.



Fig. 189. Verrucaria minutula (ungefähr $\frac{80}{1}$). [Nach Stahl copirt.]

In Fig. 190, *I* ist ein Habitusbild der in Südamerika auf Rinde wachsenden Verrucaria (Pseudopyrenula) tropica gezeichnet, in *II* ein Durchschnitt durch die glatte Thalluskruste und ein Apothecium. Der Thallus besteht aus einer ziemlich mächtigen Rinde, unter welcher die Gonienschicht sich hinzieht, während



Fig. 190. *I* Verrucaria *tropica $\left(\frac{6}{1}\right)$. *II* Durchschnitt $\left(\frac{50}{1}\right)$.

stellenweise darunter noch ein farbloses Mark erscheint; im Umriss ist die Kruste ohne scharfe, d. h. charakteristisch effigurirte Grenzen. Die Gonidien gehören zu Chroolepus. Die Frucht sitzt auf der Thalluskruste, doch unter ihr ist weder Gonidienlager noch Rinde entwickelt. Die Sporen sind vierzellig.

1) Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Flechten II, Jena 1877, p. 22 ff.

Fig. 191, *I* ist eine Zeichnung der auf Baumrinden häufigen V. (Pyrenula) nitida. *II* zeigt einen Durchschnitt durch Thallus und Frucht. Auch bei dieser Art ist eine dichte, farblose Rindenschicht vorhanden, unter welcher die zu Chroolepus gehörigen Gonidien liegen, die sich zum Theil auch hypophlöodisch entwickeln. Die Apothecien sind eingesenkt bis tief in das Periderma und ragen mit ihrer Mündung kaum über die Fläche der von ihnen durchbrochenen und etwas aufgetriebenen Rindenschicht des Thallus hervor. Die Sporen sind vierzellig.

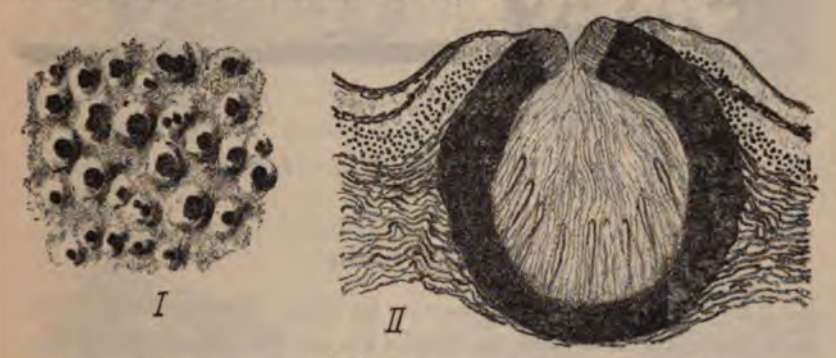


Fig. 191. *I* Verrucaria nitida $\left(\frac{3}{1}\right)$. *II* Durchschnitt durch Thallus, Apothecium und angrenzendes Periderma $\left(\frac{50}{1}\right)$.

2. *Strigula.*

Die in Südamerika wachsende Strigula elegans bildet auf Baumblättern kleine, etwa 1 bis 3 mm im Durchmesser haltende Scheiben, deren Rand effigurirt ist, wie bei einem Placodium oder einer Lecanora. In Fig. 192 ist eine solche Scheibe vergrössert gezeichnet, die dunklen Flecke sind die Stellen, an welchen die eingesenkten Früchte durch den Thallus hindurchscheinen.

Der Thallus dieser Flechte entwickelt sich unter der Cuticula des Blattes, welche denselben dauernd an Stelle einer Rindenschicht überzieht (Fig. 192, *II*). Das subcuticulare Thallusgewebe besteht aus äusserst lockeren Markhyphen, deren oberster Schicht, dicht unter der Cuticula des Blattes, die Gonidien in dünner Lage eingebettet sind. Die Apothecien gleichen denen

von Verrucaria, sind aber von oben her ein wenig zusammengedrückt, und das verkohlte Gehäuse ist nur im oberen Theile entwickelt. Die Sporen scheinen gewöhnlich zweizellig zu sein.



Fig. 192. *I* *Strigula elegans $\left(\frac{20}{1}\right)$. *II* Durchschnitt $\left(\frac{150}{1}\right)$.

3. *Endopyrenium.*

Endopyrenium monstruosum ist eine Krustenflechte mit dickem, rissiggefeldertem, im Umriss wie ein Placodium effigurirtem Thallus, der mit der ganzen Unterfläche dem von Kalkfelsen

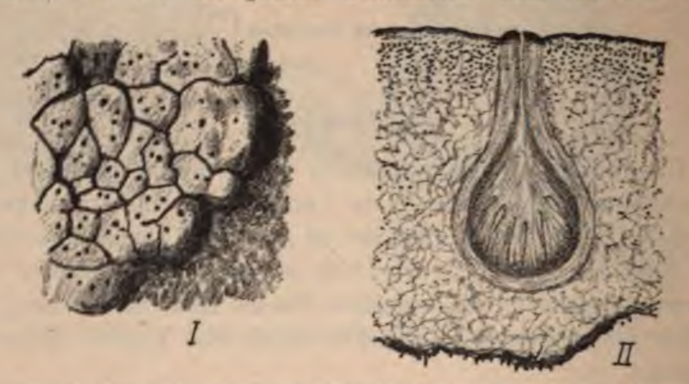


Fig. 193. *I* Rand einer auf Kalkstein sitzenden Kruste von Endopyrenium monstruosum $\left(\frac{3}{1}\right)$. *II* Durchschnitt $\left(\frac{75}{1}\right)$.

gebildeten Substrate angewachsen ist und auf dessen Oberseite die Mündungen der Früchte als schwarze Punkte erscheinen (Fig. 193, *I*). In Fig. 193, *II* ist ein Durchschnitt des Thallus

mit eingesenktem Apothecium gezeichnet. Die Oberseite wird von einer pseudoparenchymatischen Rinde gebildet, deren innersten Schichten und dem daran stossenden, ziemlich dicht gewebten Mark die Gonidien nesterweise eingesenkt sind; vereinzelt finden sich noch Gonidien in den tieferen Lagen des Markes. Auf der Unterseite ist keine gesonderte Rindenschicht vorhanden, dafür springen hier kurze Fasern vor, welche die Flechte am Gestein befestigen. Die Sporen sind einzellig.

4. *Endocarpon.*

Endocarpon miniatum ist eine echte Laubflechte mit mehr weniger kreisrundem, mittels eines centralen Nabels am Substrate haftenden Thallus, dessen Oberfläche durch die Mündung der zahlreichen, eingesenkten Apothecien mit dunklen Punkten übersät erscheint. Fig. 194, *I* ist die Darstellung eines an einer Felswand gewachsenen Exemplars.



Fig. 194. *I* Endocarpon miniatum $\left(\frac{1}{1}\right)$. *II* Durchschnitt $\left(\frac{75}{1}\right)$.

In Fig. 194, *II* ist der Durchschnitt gezeichnet. Der Thallus ist nicht nur auf der Oberseite, sondern auch auf der Unterseite von einer dicken pseudoparenchymatischen Rinde bekleidet, die Gonidien liegen theils zwischen den Zellen der unteren Schichten des pseudoparenchymatischen Gewebes der Oberseite und sind dann in ziemlich verticale Reihen geordnet, theils zwischen den benachbarten locker geflochtenen Hyphen des Markes. Dass die Apothecien in den unteren Markschichten ihren Ursprung nehmen, scheint mir nach jüngeren Stadien, die zur Beobachtung gelangten, wahrscheinlich. Die Sporen sind einzellig.

5. *Pyrenothamnia.*

Pyrenothamnia Spraguei ist bislang nur von einem einzigen Fundorte in Nordamerika bekannt geworden und wurde von Tuckerman beschrieben. Es ist die einzige, bisher bekannt gewordene, strauchartige Verrucariacee, vielleicht die einzige, welche es giebt. Der an Moos wachsende Thallus ist nach Tuckerman's Beschreibung ein bis zwei Zoll hoch, zerbrechlich, unten stielrund, nach oben stark verzweigt, die Zweige sind nach oben verbreitertert und ausgerandet. Die Apothecien sind in das Gewebe der Thallusenden eingesenkt. Die Sporen finden sich zu 1 bis 4 in in Schläuchen und sind braun, mauerförmig-vielzellig (Tuckerman, Synopsis II, pag. 137).

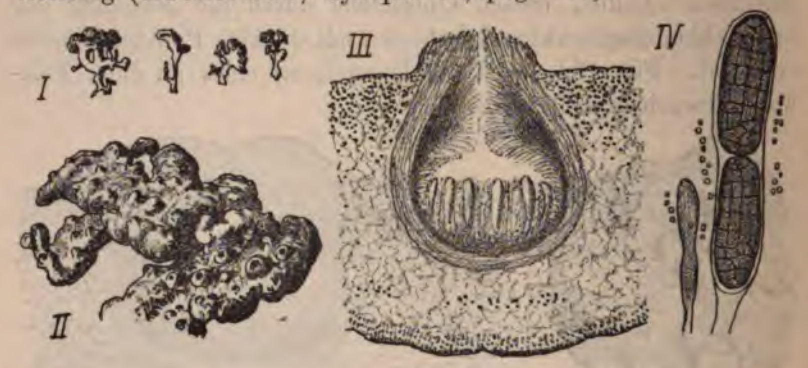


Fig. 195. *I* * Pyrenothamnia Spraguei $\left(\frac{1}{1}\right)$. *II* Zweigende $\left(\frac{6}{1}\right)$. *III* Durchschnitt $\left(\frac{75}{1}\right)$. *IV* ein junger und ein alter Schlauch, neben denselben Hymenial-Gonidien $\left(\frac{400}{1}\right)$.

In Fig. 195, *I* sind einige Zweige eines leider zerbrochenen Exemplars in natürlicher Grösse gezeichnet. *II* ist die Spitze eines in Wasser aufgeweichten Zweiges bei schwacher Vergrösserung, die Apothecien mit dem umgebenden Thallusgewebe treten mehr weniger warzenartig hervor. Diese verbreiterten Thallusenden zeigen eine dorsiventrale Beschaffenheit, indem die Apothecien sich ausschliesslich oder doch ganz vorwiegend auf der Oberseite finden. Fig. 195, *III* ist ein Durchschnitt durch Thallus und Frucht. Der Thallus ist allseitig pseudoparenchymatisch berindet, innerhalb der Rinde liegt ein

lockeres Mark. Die Gonidien, welche wahrscheinlich zu Pleurococcus gehören, finden sich ganz vorwiegend unter der Rinde der Oberseite. Die Frucht ist derjenigen von Verrucaria minutula sehr ähnlich. Die Schläuche entspringen der Basis des krugförmigen Hohlraumes, Paraphysen sah ich nicht. Zwischen den Schläuchen liegen zum Stichococcustypus gehörige Hymenialgonidien in grosser Anzahl (Fig. 195, *IV*).

Während in den Typen von Verrucaria, Endopyrenium, Endocarpon der Thallus eine continuirliche Stufenleiter zeigt, wie sie analog uns mehrfach bei den Parmeliaceen entgegengetreten ist, z. B. in der Reihe Biatora, Lecanora, Parmelia — Callopisma, Placodium, Xanthoria u. a. m., kann man in Pyrenothamnia eine ähnliche Fortsetzung der Reihe in die Strauchform erblicken, wie sie Evernia und Usnea einerseits, Theloschistes andererseits darstellen. Es bleibt aber zu beachten, dass die Sphaeriaceen, von denen man die Verrucariaceen abzuleiten hat, zwar keine Blattformen hervorgebracht haben, wie Endocarpon, wohl aber in den Arten von Xylaria Strauchformen, deren Stroma dem Thallus von Pyrenothamnia nicht ganz unähnlich ist. Sollte da nicht der Gedanke doch wenigstens Beachtung verdienen, dass Pyrenothamnia vielleicht nicht das phylogenetische Endglied einer Flechtenreihe darstellt, sondern unmittelbar aus einem Xylariaähnlichen Pilze durch Aufnahme von Gonidien in das Gewebe des Stroma entstanden sein könnte?

Ich glaube, dass dies äusserst unwahrscheinlich ist. Würden Gonidien beim Aufbau eines Xylariastroma von den Hyphen, die aus der keimenden Spore hervorgehen, umsponnen und weiter in das Gewebe des Stroma eingefügt, so würden diese Gonidien der Xylaria nicht nur keinen Nutzen gewähren, sondern sie würden auch wegen Lichtmangel sich nicht vermehren, sondern zu Grunde gehen müssen, weil die Rinde des Stroma von Xylaria verkohlt und schwarz ist und kein Licht hindurchlässt; die Rinde von Pyrenothamnia hingegen ist farblos und durchsichtig, dadurch wird die assimilirende Thätigkeit der Pflanze bedingt. Man geht daher schwerlich fehl, wenn man aus dieser Thatsache den Schluss zieht, dass Pyrenothamnia phylogenetisch abstammt von anderen Verrucariaceen mit einfacher gebautem Thallus, die eine helle Rindenschicht über dem Gonidienlager besassen.

Durch diese Farblosigkeit der Rinde weichen auch die einfacher gebauten Verrucariaceen, wie die oben als Beispiele benutzten V. tropica und nitida, von allen stromatischen Sphaeriaceen ab, da bei den letzteren die Rinde des Stroma schwarz und verkohlt ist. Nur das kohlige Gehäuse des Apotheciums bleibt bei diesen Flechten vom kohligen Stroma der Sphaeriaceen übrig, und diese Beschaffenheit des Gehäuses bringt den betreffenden Flechten keinen Nachtheil.

Man wird kaum einen, wenn auch indirecten phylogenetischen Zusammenhang zwischen Xylaria und Pyrenothamnia annehmen dürfen. Wegen des Vorkommens von Strauchformen unter den Sphaeriaceen hätte man vermuthen können, dass die Verrucariaceen gerade besondere Neigung zur Strauchform besitzen müssten. Das ist aber keineswegs der Fall, Pyrenothamnia ist eine einzeln dastehende, noch dazu sehr seltene Flechte, während unter den Discolichenen die Strauchformen so häufig sind. Und doch sind die Patellariaceen, von denen die letzteren abstammen, ganz unscheinbare Pilze, deren Früchte unmittelbar am Mycelium entspringen.

Aus dem Allen scheint mir hervorzugehen, dass, wie bei den Lecideaceen, Graphidaceen, Caliciaceen und Parmeliaceen, so auch bei den Verrucariaceen der Thallus vom unvollkommensten Anfang, wie ihn Verrucaria minutula zeigt, bis zu Laubformen und Strauchformen sich erst als Consortium entwickelt hat.

Die Verrucariaceen stehen unter den Flechten den Parmeliaceen im Sinne Tuckerman's am nächsten, und muss es weiteren Untersuchungen überlassen bleiben, die Grenzen beider Tribus mit grösserer Sicherheit zu ziehen, als hier geschehen konnte. Dabei werden die unter den Parmeliaceen besprochenen Gattungen zweifelhafter Stellung, wie Thelocarpon, Pyrenocollema, Phylliscum besonders zu berücksichtigen sein.

Die fünfte und letzte Abhandlung wird allgemeinen Schlussfolgerungen aus der vergleichenden Morphologie der Flechten gewidmet sein.

Die zur Ernährung der Schimmelpilze nothwendigen Metalle.

Von

Wilhelm Benecke.

Die aus den Jahren 1858 und 1860 stammenden Arbeiten Pasteur's über die Kultur von Spross- und Schimmelpilzen in Nährlösungen dürfen als Ausgangspunkt betrachtet werden für alle späteren Untersuchungen über die Zucht von Pilzen in Medien, die ihrer Zusammensetzung nach mehr oder weniger genau bekannt sind. Während nun die Zahl solcher Arbeiten im Allgemeinen schier in's Ungemessene angeschwollen ist, hat sich die Zahl der Studien, die sich im Speciellen mit den zur Ernährung der Pilze erforderlichen Mineralbestandtheilen befassen, in bescheideneren Grenzen gehalten. Auch fällt auf, dass im Allgemeinen das Studium der Mineralbestandtheile fast immer Mittel zum Zweck, selten Selbstzweck war; man fragte weniger nach den Functionen der Aschenbestandtheile, nach ihrem Antheil am Zustandekommen des Lebens, begnügte sich vielmehr meistentheils damit, entweder gestützt auf Aschenanalysen von Pilzen oder auch durch einfaches Ausprobiren, die günstigste Zusammenstellung der Nährsalze ausfindig zu machen, um mit Hilfe dieser weiteren Fragen etwa dem Nährwerthe von Kohlenstoff- oder Stickstoffverbindungen näher zu treten. Diese Sachlage hat ein Gutes: Auf dem Gebiete der Pilzforschung liegen nicht so viel einander widersprechende Anschauungen über die Bedeutung der Metalle bezw. Metalloide miteinander in Fehde, als es in den einschlägigen Arbeiten über Chlorophyllpflanzen der Fall ist. Die Kehrseite ist jedoch die, dass unsere Kenntnisse über die Ernährung der Pilze durch Mineralstoffe äusserst

minimale sind. Mustern wir die bis jetzt erschienene Literatur über diesen Gegenstand, so muss es in der That zur Resignation mahnen, wenn eine der Arbeiten, die sich über die anderen zu erheben sucht, die Frage „warum?“ aufstellt, und aus der vermeintlichen Vertretbarkeit gewisser basischer Elemente untereinander Licht auf deren Function im Organismus zu werfen sucht, in Folge ungenügender experimenteller Grundlage zu irrigen Resultaten kommt, wir meinen die Untersuchung Nägeli's über die Ernährung der niederen Pilze durch Mineralstoffe[1]).

Auch die vorliegenden Untersuchungen, die mich seit etwas mehr wie Jahresfrist beschäftigen[2]), können keineswegs mit dem Anspruch auftreten, zu der Frage nach der Bedeutung der Mineralbasen für das Leben der Schimmelpilze wesentlich neue Gesichtspunkte zu liefern. Ursprünglich hoffte ich anders: Auf den freundlichen Vorschlag von Herrn Geheimrath Pfeffer, dessen vielfacher Unterstützung ich auch an dieser Stelle dankbar gedenken möchte, wollte ich, auf Grund der von Nägeli behaupteten Gleichwerthigkeit der alkalischen Erden für die Ernährung von Penicillium, weiterbauen; in der That konnte man hoffen auf diese Weise wirklich einen Einblick in die Function dieser Metalle zu gewinnen. Statt dessen zeigte sich sehr bald, dass wir zunächst viel bescheidenere Fragen an die Natur stellen müssen, soll nicht der Grund wanken, auf dem wir bauen. Welche Elemente, in Sonderheit welche Metalle sind überhaupt unentbehrlich für den Chemismus des Pilzes, welche insofern entbehrlich, als sie sich durch andere verwandte ersetzen lassen? Diese Frage möchte ich versuchen wenigstens bis zu einem gewissen Grade zu lösen. Hoffe ich auch in dieser Richtung eine Kleinigkeit zur Klärung der Anschauungen beizutragen, so möchte ich doch ausdrücklich darauf hinweisen, dass m. E. ein wirklicher Fortschritt der Wissenschaft erst dann erreicht sein wird, wenn wir nicht nur das Thatsächliche feststellen, sondern auch den Grund, warum das eine Element nothwendig und tauglich ist, das andere nicht. Wir können in dieser

1) Botan. Mittheil., III, p. 458 ff.

2) Cf. meine vorläufige Mittheilung: Ein Beitrag zur Kenntniss der mineralischen Nahrung der Pflanzen. Berichte d. botan. Gesellsch., Generalversammlungsheft 1894, p. (105) ff.

Arbeit nur selten über das Thatsächliche hinausgehen. Tiefer eindringenden Untersuchungen einer hoffentlich recht nahen Zukunft wollen die vorliegenden nur Handlangerdienste zu leisten beanspruchen.

Schwierigkeiten rein äusserlicher Natur sind es, die uns bei Bearbeitung unserer Frage entgegentreten. Dies bedingt, dass wir die Resultate, soweit sie ein allgemeines Interesse beanspruchen dürften, auf knappen Raum zusammendrängen können, während die Beschreibung der speciellen Arbeitsmethoden, Reinigung der Reagentien u. s. f., die mehr Raum in Anspruch nimmt, sich nur eines kleinen Interessentenkreises erfreut, immerhin aber nicht fehlen darf, da kleine individuelle Differenzen der Arbeitsweise grössere in den Resultaten nach sich ziehen können. Bei dieser Sachlage habe ich die allgemeinen Resultate gleich an den Anfang der Arbeit zusammengestellt, und im II. speciellen Theil erst die allgemeinen Kulturmethoden, hierauf die Besprechung der einzelnen Metalle — Kalium, Magnesium, Eisen — nebst Literaturbelegen gebracht. Unvermeidlich ist bei einer derartigen Arbeit, dass eine Unmasse von Beobachtungsthatsachen sich ergeben, die mit dem eigentlichen Thema nur lose Fühlung haben. Wollte man sie alle gewissenhaft registriren, so würde dies eine ungemein schleppende Darstellung zur Folge haben. Einen geradezu klassischen Beleg hierfür bietet die überaus gründliche, umsichtige Oxalsäurearbeit Wehmer's[1]), deren Lectüre eben wegen gewissenhafter Aufzählung all' solcher Nebensachen äusserst ermüdend wirkt. Ich versuchte, vielleicht nicht immer mit Glück, derartige nebenher laufende Beobachtungen möglichst in den Hintergrund zu drängen; es muss dann die Zukunft zeigen, ob solche Angaben sich dermaleinst brauchbar erweisen werden, oder zu jenen von Nägeli[2]) so scharf gegeisselten Beobachtungsthatsachen gehören, die, weil ohne hinreichende logische Verknüpfung mit anderen Thatsachen, als sogenanntes „schätzbares Material für spätere Forscher“ so gut wie werthlos seien!

---

1) Botan. Zeitung, 1891, No. 15—38.

2) Botan. Mittheil., III, p. 488.

I. Wesentlichste Resultate.

Die häufigste Versuchspflanze war Aspergillus niger v. Th., daneben wurden Formen von Penicillium und Mucor zum Vergleich herangezogen, so dass unsere Resultate über das Bedürfniss an Metallen wohl für alle „Schimmelpilze" in den verschiedensten künstlichen Nährlösungen Geltung beanspruchen dürfen. Es wurde, um vergleichbare Resultate zu gewinnen, das Trockengewicht bestimmt und der makroskopische Anblick der Kulturen berücksichtigt. Die Entwickelung von Conidie zu Conidie, bezw. Spore zu Spore war das Massgebende; die mikroskopische Untersuchung trat vorläufig in den Hintergrund. Es ergab sich:

1. Von Alkali-Metallen ist die Gegenwart des Kaliums schlechterdings nothwendig; ohne dies Metall tritt keine, oder richtiger nur spurenweise Keimung ein. Natrium und Lithium sind schlechterdings untauglich, auch von einer theilweisen Vertretbarkeit des Kaliums durch sie ist nichts zu bemerken. Dem Rubidium ist insofern eine besondere Stellung zu vindiciren, als es zwar das Kalium nicht ganz, wohl aber zum Theil vertreten kann, insofern es Mycelbildung, aber keine Sporenbildung erlaubt; ob diese Wirkung des Rubidiums nur im Verein mit den geringen Kaliumspuren, von denen eine vollkommene Nährlösung nicht ganz befreit werden kann, zu Stande kommt, was mir wahrscheinlich dünkt, ist fraglich; betreffs der Erntegewichte der Rb-Kulturen im Vergleich mit den Kaliumkulturen vergleiche man die speciellen Ausführungen. Hier sei kurz erwähnt, dass das Rb bald dem K unterlegen, bald ebenbürtig, in gewissen Nährlösungen sogar etwas überlegen ist, letzteres jedoch aller Wahrscheinlichkeit nur dann, wenn noch Kaliumspuren die Nährlösung verunreinigen. Unter allen Umständen aber blieben mir die Rubidiumdecken steril. Caesium schliesst sich dem Rubidium an[1]).

---

1) Die Beobachtung Nägeli's, dass Rb- und Cs-Kulturen eine bessere Ernte ergäben als K-Kulturen, erklärte ich voreilig (l. c., p. 111) für unverständlich. Mein experimentelles Material war noch nicht umfangreich genug.

Von Erdmetallen ist die Gegenwart des Magnesiums unter allen Umständen erforderlich. Es kann durch kein anderes Element vertreten werden. Für das Eisen suchte neuerdings Molisch die Nothwendigkeit für niedere Pilze zu erweisen; ich schliesse mich den Ausführungen dieses Autors vor der Hand an.

Bezüglich alles Weiteren verweise ich auf das Folgende.

II. Specielle Ausführungen.

Wir besprechen zuerst die allgemeinen Kulturbedingungen; von der Form und Substanz der Kulturgefässe, Zusammensetzung der Nährlösung, Dauer der Versuche[1]), Temperatur und anderen physikalisch-chemischen Bedingungen hängen ja naturgemäss die Resultate, die wir durch makroskopischen Anblick der Kultur qualitativ, durch Ermittelung des Erntegewichtes quantitativ bestimmen, ab.

Fast die einzige Schwierigkeit der ganzen Arbeit bestand in der Fürsorge, dass man Nährlösungen von wirklich ganz genau bekannter Zusammensetzung herstellte und ausschloss, dass während der Kulturdauer irgend welche Verunreinigungen sich von aussen einschmuggelten. Als wesentlichste Fehlerquellen waren zu betrachten: 1. Lösung von Substanz aus der Wand der Kulturgefässe. 2. Verunreinigungen der als Nahrungsquellen angewandten Stoffe incl. des Wassers. 3. Eindringen von Schmutz, Staub etc. von aussen. Um diesen letzteren dritten Punkt gleich zu erledigen, so ist zu erwähnen, dass gasförmige Stoffe nicht ausgeschlossen wurden, sondern u. U. durch den Watteverschluss der Kulturkolben hindurchdringen konnten. Hier käme aber als Nahrungsstoff (abgesehen von O_2) nur das Ammoniak in Betracht, und um Ausschluss von Stickstoffquellen war es uns nicht zu thun. Wenn ferner auch die Theorie uns zwingt, eine, unter normalem Druck und Temperatur allerdings verschwindend kleine Flüchtigkeit solcher Salze anzunehmen, die unsere Resultate trüben könnten, so ist diese Fehlerquelle so minimal, dass sie weit innerhalb der unvermeidlichen Fehlergrenzen fällt. Genauere Besprechung erfordern aber

1) Cf. die Anmerkung auf S. 530.

1. die Kulturgefässe.

Aus Glasgefässen können bekanntlich u. A. Kalium, Magnesium und Eisen, also alle zur Ernährung nothwendigen Metalle in Wasserlösungen übergehen, wenn auch bei gewöhnlichen Gläsern das gelöste Natrium den Hauptbestandtheil bildet. Nun ist zwar die Menge der durch Wasser gelösten Glassubstanz bei Berücksichtigung der Zeit und Temperatur zahlenmässig festzustellen, dies dürfte jedoch bei Verwendung von Nährlösungen unmöglich sein; ich versuchte daher vielfach während meiner Arbeit zu möglichst unlöslichem Metall meine Zuflucht zu nehmen. In erster Linie kam Platin in Betracht, und ich habe Platinschalen thatsächlich vielfach verwandt, zumal um Unterschiede im Vergleich mit Kulturgefässen aus anderen Substanzen zu ermitteln. Schädigungen durch Platingefässe, wie sie neuerdings Bokorny[1]) bei Algenkulturen beobachtet haben will, konnte ich nicht mit Sicherheit constatiren. Da jedoch bei vielen unserer Versuche Parallelkulturen in grösserer Zahl mit absolut identischen Nährlösungen erforderlich waren, so verbot sich die hauptsächliche Verwendung von Platin von selbst. Ich operirte daher des Weiteren mit Gefässen aus reinstem Zinn, doch ohne viel Glück. Für Aspergillus niger wenigstens waren sie schlechterdings untauglich, weil die vom Pilz stark gesäuerte Lösung das Metall enorm angriff[2]). Das Zinnsalz wirkte seinerseits schädigend auf den Pilz, wenn es auch das Wachsthum nicht verhinderte. Auch Aluminiumgefässe wurden angegriffen, und wenn sie auch die Sporen nicht am Keimen hinderten, so wurde dadurch doch ein unbekannter Factor eingeführt. Mit Silber versuchte ich es nicht, denn nach Raulin's Erfahrungen ist dies Metall so giftig, dass in Silberschalen sich kaum Spuren des Pilzes entwickeln. Raulin[3]) beobachtete, dass 0,00125 % $AgNO_3$ das Auskeimen schlechterdings verhindern. In leidlicher Ueber-

---

1) Botan. Centralbl., LXII, No. 1, p. 2.

2) Zucker-(NH_4Cl) Nährlösung. Cf. auch Raulin, Études chimiques sur la végétation, Ann. sc. nat., 1869, p. 222: Je n'ai pas fait d'expériences précises sur les sels d'élain, mais je me suis assuré qu'ils se comportent encore à l'égair de l'Aspergillus comme des poisons assez énergiques.

3) l. c., p. 220.

einstimmung damit steht eine eigene Beobachtung, dass bei Zugabe von 0,0015 % bei einem Penicillium ein Auskeimen gerade noch möglich war. [Nährlösung: 2,5 % Rohrzucker, 0,25 % NH_4Cl, je 0,025 % KH_2PO_4 und $MgSO_4 + 7H_2O$[1]).]

Im Verein mit diesen zweifelhaften Erfahrungen hatte ich besonders auch deshalb ein Verlangen von Metallen wegzukommen, weil unsere Wissenschaft in Bezug auf die Wirkung schwerer Metalle auf die Pflanze augenblicklich etwas mystische Bahnen wandelt, und vielfach ein schädigender Einfluss auch ungelöster Körper behauptet wird. Ich kehrte somit zu Glasgefässen zurück; die unläugbar grossen Vortheile, die solche bieten (keine Beschränkung in der Zahl, Durchsichtigkeit), brauche ich nicht näher zu erörtern; man darf jedoch auch die Fehlerquellen nie aus dem Auge verlieren. Es ist nicht meine Absicht näher auf diese einzugehen, sondern ich verweise summarisch auf die exacten Arbeiten der Physiker Mylius', Weber's, Kohlrausch's. Von botanischer Seite hat C. Müller[2]) die Frage behandelt. Meine Erfahrungen gehen dahin, dass da, wo es sich um Ausschluss des Magnesiums handelt, gewöhnliches, gutes Kaliglas zunächst ausreicht. Bei den Versuchen Kalium auszuschliessen, wandte ich mit Vorliebe Jenaer Normalglas (von Schott u. Gen.) an, und kam damit ziemlich weit. Behufs Ausschluss des Eisens sind meine Erfahrungen nicht ausreichend, um Sicheres behaupten zu können; in einem Falle sah ich einen deutlichen Vorzug des Jenaer Glases vor anderem. Besonders werthvoll war das Jenaer Glas deshalb, weil durch Erhitzen auf 100° seine Löslichkeit nicht im selben Maasse zunimmt, wie die der anderen Gläser, und eine solche Erhitzung ist natürlich behufs Sterilisiren nicht zu umgehen. Selbstverständlich wurde ganz vorwiegend mit Reinkulturen gearbeitet, übrigens constatirte ich mehrfach, dass bei wirklich sehr präcisem Arbeiten ein Sterilisiren fast unnöthig wird; denn wenn selbst einige Bakterienkeime, was kaum zu vermeiden, in die Lösung hineinwitschen, so werden sie sofort von der sich entwickelnden Pilzdecke unterdrückt (vorausgesetzt, dass

---

1) Die Möglichkeit von Umsetzungen, speciell Reduction des $AgNO_3$ ist stets im Auge zu behalten (Raulin, l. c., p. 220).

2) Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., 1893, p. 252 ff.

Säuerung eintritt). Selbst bakterientrübe Nährlösungen werden bald wieder klar[1]).

Schliesslich sei darauf hingewiesen, dass diese Ausführungen nur für Kulturen von wenigtägiger Dauer gelten. Da wir fast durchweg „gute" Nährlösungen anwandten, so trat auch in dieser Zeit der Effect immer schon hervor; wo zum Vergleich viele Wochen überdauernde Versuche angestellt wurden, wurde stets mit einer etwaigen, weitgehenden Lösung des Glases gerechnet.

Auf die Reinigung der Gläser wurde natürlich stets allergrösste Sorgfalt verwandt. Vielfach wurden sie „ausgedämpft", eine Methode, die von Abegg herrührt, und die ich aus Ostwald's Handbuch zur Ausführung physico-chemischer Messungen kennen lernte[2]).

Dass die Substanz der Kulturgefässe übrigens bei solchen und ähnlichen Versuchen zu einer Fehlerquelle werden kann, weiss man bekanntlich schon lange; schon die ersten exacten Arbeiten über die Nothwendigkeit der Mineralbestandtheile kämpften durch Anwendung von Platin, Ueberziehen des Glases mit Wachs u. s. f. dagegen an[3]). Bei Wasserkulturen grüner Gewächse ist die Fehlerquelle um so bedenklicher, als diese naturgemäss längere Zeit dauern. Wir wollen nicht vergessen zu erwähnen, dass auch Nägeli auf die Gefahr der Lösung der Glaswände der Kulturgefässe aufmerksam macht. In einer Kultur, wo es sich um möglichsten Ausschluss des Kaliums handelte, verwandte er verzinnte Blechgefässe (l. c., p. 479).

2. Die Nährsubstanzen[4]).

Relativ einfach war, wenn wir von speciellen Fällen, etwa dem Reinigen der Rubidiumpräparate, die unten noch zu be-

---

1) Diese Beobachtung machte auch Wehmer (l. c.).

2) l. c., p. 295; ich habe übrigens den Eindruck, als ob es nicht gerade die Behandlung mit Wasserdampf wäre, die die Löslichkeit des Glases beschränkte, vielmehr der Umstand, dass sich der Dampf an der Wand des Gefässes condensirt, dies also mit stets sich erneuerndem, heissem, destillirtem Wasser gespült wird.

3) Cf. hierzu z. B.: Ad. Mayer, Agrikulturchemie, 1895, I, p. 250, 256.

4) Vergl. dazu besonders auch die beiden Arbeiten Molisch's:

1. Die Pflanze in ihren Beziehungen zum Eisen. Jena 1892.
2. Die mineralische Nahrung der niederen Pilze. Wien 1894.

sprechen sind, hier absehen, die Reinigung der Nährsalze, mehrfaches Umkrystallisiren bezw. Umfällen mit Alkohol führte mehr oder weniger leicht zum Ziele. Um nicht zwecklos breit zu werden, gehe ich hier nicht weiter darauf ein. Etwas näher wollen wir die Kohlenstoffquellen berücksichtigen. Es stehen uns von solchen bekanntlich eine ungeheuere Anzahl zur Verfügung; das Missliche ist nur, dass gerade die, welche am Besten ernähren, am schwierigsten rein zu erhalten sind. Aus diesem Grunde beschränkt sich Molisch (l. c.) bei seinen Versuchen fast ausschliesslich auf Essigsäure als Nahrung. Ergab sich z. B. in einer „eisenfreien" Zuckerlösung ein höheres Erntegewicht, als in einer „eisenfreien" Ammoniumacetatlösung, so folgert dieser Autor daraus auf eine Verunreinigung des Zuckers durch Fe. Solch ein Schluss ist sicher in weitgehendem Maasse erlaubt, ein skeptischer Beurtheiler wird aber dem gegenüber, unseres Erachtens mit Recht, darauf hinweisen, dass vielleicht bei Ernährung mit Zucker der Pilz überhaupt weniger oder kein Eisen nöthig habe, als ein mit Essigsäure gefütterter. Allgemein gesprochen wird jeder Organismus die Ungunst des Schicksals um so leichter überstehen, in unserem Falle etwa mit um so weniger Eisen auskommen, je besser er sonst genährt wird. Zumal wir noch nicht sicher wissen, ob Fe wirklich ein integrirender Bestandtheil des Pilzplasmas, oder nur ein, kurz gesagt, „sekundärer Düngstoff" ist. Dass derartige Betrachtungen nicht ganz in der Luft schweben, wird sich noch bei der Besprechung der Rubidium-Frage ergeben. Genaues wird man schwer darüber mit Sicherheit aussprechen können, da es sich hier stets um geringe Mengen handelt; man vergleiche unsere Kulturen mit sinkendem Kaliumchloridgehalt.

Aus solchen Gründen, ferner auch um die Dauer der Kulturen möglichst zu kürzen, schien es mir wünschenswerth, hauptsächlich mit „guten" C-quellen zu operiren. Ich gebe zu, dass eine weiter gehende Rücksichtnahme auf andere, leichter ganz rein darzustellende Stoffe (CH_3COOH, C_2H_5OH u. s. w.) eine erwünschte Ergänzung wäre.

Molisch hat in der ersten Arbeit als der Erste die Schwierigkeiten der Darstellung wirklich reiner Substanzen erprobt.

Der Rohrzucker wurde durch wiederholtes, etwa 4—6maliges Ausfällen mit Alkohol zu reinigen gesucht, das Glycerin destillirt; übrigens erwies sich z. B. von Merck in Darmstadt bezogenes Glycerin als hinreichend rein, um „Mg-freie“ Kulturen herzustellen. Asparagin, die einzige combinirte Kohlenstoff-Stickstoffquelle, die mehrfach benutzt wurde, suchte ich durch häufiges Umkrystallisiren zu reinigen. Im Uebrigen wurde als Stickstoffquelle sowohl Salpetersäure wie Ammoniak verwandt (über einige Pepton-Kulturen später). Wir kommen schliesslich zum Wasser, dem Körper also, der, falls wir von directen chemischen Umsetzungen[1]) absehen, am meisten Glas aufnimmt, also für uns seine besonderen Gefahren birgt. Ich benutzte mit gutem Erfolg solches, welches aus verzinntem Apparat überdestillirt wurde. Zu den prekärsten Versuchen wurde auch ein solcher aus Platin herangezogen, der mir aus dem Laboratorium der geologischen Landesuntersuchung von Elsass-Lothringen zur Verfügung gestellt wurde. Einige Male wurde auch das Wasser durch theilweises Ausfrierenlassen gereinigt[2]).

Am Schlusse der Betrachtungen über die möglichen Fehlerquellen angelangt, wollen wir hinzufügen, dass es bei dieser, ebenso wie bei jeder anderen Arbeit erwünscht wäre, nicht den principiellen Fehler zu begehen, eine Operation so exact vorzunehmen, dass Fehler, die aus ihr resultiren könnten, verschwinden gegen solche, die andere Operationen nothwendig in sich schliessen. So wäre es z. B. vielleicht unnöthig Wasser aus Platinapparaten zu destilliren, weil Verunreinigungen, die mit weniger Vorsicht destillirtes Wasser in sich schliesst, doch verschwinden gegen solche, von denen die Nährsubstanzen trotz aller Umkrystallisirungen nicht zu befreien sind. Doch ist ein solcher Rath leichter gegeben wie befolgt, da wir nicht im Stande sind, das Maass der Fehlerquellen im Einzelnen hinreichend genau festzustellen.

3. Allgemeine Kulturbedingungen.

In diesem Capitel müssen wir zunächst und hauptsächlich auf einen Factor aufmerksam machen, der vielleicht mit unserem

---

1) Etwa zwischen Silicaten und Mineralsäuren oder -Basen.

2) Nernst, Zeitschr. f. phys. Chemie, Bd. VIII, S. 120.

eigentlichen Thema nur wenig gemein zu haben scheint, nämlich auf den Gasaustausch, den unsere Kulturbedingungen ermöglichen, die Atmosphäre somit, in der die von uns beobachteten Pilze gedeihen. Es wird sich zeigen, dass diese Atmosphäre einen nicht zu unterschätzenden Einfluss auf das schliessliche Erntegewicht hat, auf die Zahl also, vermittelst deren wir den Ertrag verschiedener Nährlösungen miteinander vergleichen.

Schon Raulin (l. c., p. 214) fand einen höheren Ertrag an Pilzsubstanz in Kulturgefässen, die offen standen, als in solchen, die mit einer Glasplatte zugedeckt waren; Grund dafür soll der verschieden starke Zutritt des Sauerstoffes sein. Einem ähnlichen Gedankengang folgend, erklärte später u. a. Duclaux[1]) das Auftreten von Oxalsäure als Folge ungenügenden Sauerstoffzutrittes. Später fasste Wehmer[2]) die Oxalsäure zwar auch als unvollkommenes Oxydationsproduct auf, wies jedoch die Behauptung, dass es sich hier um Mangel an Sauerstoff handeln könne, mit aller Entschiedenheit zurück. Hierin glauben wir Wehmer folgen zu sollen, zumal da ja auch durch die bekannten Untersuchungen Pfeffer's und Stich's[3]) nachgewiesen ist, dass die Ausgiebigkeit der Athmung erst bei ausserordentlich erniedrigtem Sauerstoffdruck zu leiden beginnt. Immerhin müssen wir darauf hinweisen, dass der grössere oder geringere Gasaustausch nicht zu vernachlässigen ist, wenigstens bei der Versuchsanstellung, die wir und früher auch Wehmer befolgten (mit Watte verschlossene Kochkolben).

Es wurden zwei identische Kulturen in Kochkolben à 100 ccm angesetzt. Die Nährlösung war:

Glycerin	5 %,
NH_4Cl	1 %,
K_2SO_4	0,05 %,
KH_2PO_4	0,5 %,
$MgSO_4$, kryst. . . .	0,001 %[4]).

Beide Flaschen waren mit Watte verschlossen, aus der einen jedoch ein Fensterchen unmittelbar über dem Niveau der Nähr-

1) Chimie biologique.

2) l. c., p. 538.

3) Flora 1891, p. 13.

4) Es wurde in allen Versuchen $MgSO_4 + 7H_2O$ verwandt, wie hier ein für alle Mal bemerkt sein mag. Dasselbe gilt hinsichtlich des Eisenvitriols ($FeSO_4 + 7H_2O$).

lösung herausgeschnitten. Nach 20 Tagen ergab der gefensterte Kolben 1,42 g, der andere 0,94 g Trockengewicht (Temp. 34°). Um dem Einwand zu begegnen, dass hier die verstärkte Transpiration, also grössere Concentration der Lösung des offenen Kolbens das Plus erzielt haben könnte, wurde der Versuch in exacterer Weise derart wiederholt, dass durch den einen Kolben zweimal innerhalb 24 Stunden während einiger Minuten ein sterilisirter, feuchter Luftstrom hindurchgesaugt wurde. Die Nährlösung war dieselbe wie oben, nur betrug der Gehalt an Bittersalz 0,06 %. Nach 14 Tagen ergab sich:

gelüfteter Kolben . . . . 1,19 g,
ungelüfteter Kolben . . . 0,73 g.

Noch grösser war die Differenz bei einem identischen Versuch mit noch geringerem $MgSO_4$-Gehalt; hier ergab der gelüftete Kolben 0,89 g, der andere 0,23 g Trockengewicht.

Wenn nun nach unseren obigen Ausführungen Sauerstoffmangel hier wohl keine Schuld treffen kann, so wüsste ich als einzigen Grund für die Verlangsamung der Entwickelung, die Anschoppung der Kohlensäure[1]) anzugeben, die allzu langsam hinwegdiffundirt und zumal in der Nährlösung selbst sich in weitgehendem Maasse ansammeln dürfte. Wir verfolgen die Frage, die einer eingehenden experimentellen Bearbeitung fähig wäre, hier nicht weiter[2]), sondern wollten nur darauf hinweisen, dass wir, falls nicht für Erneuerung der Luft Sorge getragen wird, die Nährlösungen nur unvollkommen ausnutzen, dass man ferner für möglichst gleichmässige Dichte der Watteverschlüsse sorgen muss, und dass schliesslich diese offenbar durch CO_2 bedingte Retardirung nur dann eintreten kann, wenn sich einigermassen erhebliche Pilzmassen entwickeln, weil sonst doch die absoluten CO_2-Mengen zu gering sein dürften[3]). Wir mussten in unseren

1) Ev. wäre auch an andere gasförmige Entbindungsproducte zu denken.

2) Temperatur und Dauer der Kultur wären zwei Fragen, die eingehender behandelt werden müssten. Vielleicht gleichen sich mit der Zeit die Unterschiede aus.

3) Unseres Erachtens hätte Wehmer diese Frage eingehender behandeln sollen; in seiner Oxalsäurearbeit kommt er auf die Frage einer CO_2-Ansammlung in und über der Nährlösung kaum zu sprechen und erwähnt sie auch nur kurz in seiner Mittheilung über Citronensäuregährung. Cf. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. zu Berlin v. 15. Juni 1893, p. 3.

meisten Versuchen über die Nothwendigkeit gewisser Aschenbestandtheile auf eine Durchlüftung verzichten, die die Kulturbedingungen stark complicirt hätte und ausserdem auch eine weitere Fehlerquelle hätte werden können. Stets aber wurde die Möglichkeit einer starken CO_2-Ansammlung bei der Discussion der Resultate berücksichtigt (cf. z. B. die Rb-Versuche).

Was schliesslich die Temperatur anlangt, so wurde diese stark variirt, lag bald beim Optimum der betr. Species, bald darüber oder auch darunter. In Leipzig stand mir das ausgezeichnete Zimmer mit constanten Temperaturen des dortigen Institutes zur Verfügung[1]). Später begnügte ich mich für Aspergillus mit einem Thermostaten, dessen Temperatur wenig um 30° schwankte.

Alles Weitere, betr. Concentration und Volumen der Nährlösung, Reaction etc., findet man bei Besprechung der einzelnen Versuche zusammengestellt.

Wir beeilen uns endlich, zu unserem eigentlichen Thema zu kommen und erwähnen nur noch, dass stets mit Dunkelkulturen gearbeitet wurde.

Wir behandeln nun hintereinander die drei Mineralbasen — K, Mg, Fe —, die sich als unerlässlich[2]) zur Constituirung einer vollständigen Pilznährlösung ergeben haben. Bei jeder einzelnen geben wir kurz eine historische Einleitung, weisen dann dadurch, dass wir sie möglichst auszuschliessen suchen, ihre Unentbehrlichkeit nach (excl. Fe), behandeln dann ihre eventuelle Vertretbarkeit, und suchen durch Anwendung verschiedener Lösungen und Kulturbedingungen die Resultate auf möglichst breite Basis zu stellen.

4. Die Alkalimetalle.

Den Pilznährlösungen wird durchweg ein Kalisalz, meist das saure Phosphat zugefügt. Es war zunächst zu untersuchen, ob thatsächlich die Gegenwart eines der Alkalimetalle nothwendig ist, es musste versucht werden, möglichst alkalifreie Lösungen herzustellen. Vorher aber sei ein kurzer Ueberblick über die Literatur gestattet.

1) Cf. Pfeffer, Ein Zimmer mit constanten Temperaturen. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., 1895, p. 49.

2) Bezüglich Fe cf. unten.

Für grüne Pflanzen war bekanntlich schon früher das Kalium als unentbehrlich erkannt worden; auch schon relativ früh von Birner und Lucanus, dann von Loew die Frage verneinend beantwortet worden, ob es durch Rubidium oder Caesium vertreten werden könne[1]). 1879 behaupteten dann bekanntlich Nägeli und Loew, dass es in Penicillium-Kulturen vortheilhaft durch Rb und Cs ersetzt werden könnte. Der erste, 1878 angestellte Versuch ergab in einer ziemlich complicirten Zucker-Weinsäurelösung die Gleichwerthigkeit des als saures Tartrat beigefügten Kaliums und Rubidiums. Nach sieben Wochen ergab die K-Kultur 1,359 g, die Rb-Kultur 1,237 g, die Na-Kultur nur 0,575 g (Kulturen à 500 ccm). Aehnliches ergab ein nicht quantitativ verwertheter Versuch mit Bakterien. Zugleich wurde ein Versuch mit Sprosspilzen angestellt, in dem die Rb-Ernte die K-Ernte sogar überwog, doch waren auch die Na- und NH_4-Ernten recht beträchtlich. Ein letzter, in verzinnten Blechgefässen durchgeführter Versuch ergab für Penicillium mit Glycerin-Essigsäure als Kohlenstoffquellen nach drei Wochen:

ohne Alkali . . . 0,292 g,
mit Na . . . . . 0,081 g,
mit Rb . . . . . 2,233 g,
mit Cs . . . . 2,280 g,
mit K . . . . . 1,390 g.

Mithin Gleichwerthigkeit von K, Rb, Cs; Untauglichkeit von Na.

Mit Li wurde gar keine Pilzentwickelung erzielt.

Winogradsky eruirte dann 1884[2]) für Mycoderma vini die Vertretbarkeit des K und des Rb. Cs und Na erwiesen sich als untauglich. Nägeli hatte betr. der Sprosspilze auch nur die Vertretbarkeit des K und Rb experimentell behandelt, Cs nur in seiner Wirkung auf Schimmelpilze geprüft, so dass die Ergebnisse beider Forscher sich nicht geradezu widersprechen.

Dies sind, soviel ich weiss, alle Arbeiten, die die betr. Frage specieller in's Auge fassen. Nebenher behandelt wird sie, wie fast

---

1) Cf. Literatur bei Pfeffer, Physiologie I, p. 258.

2) Ref. im Botan. Centralbl., XX, p. 165.

alle anderen, die sich auf Pilzkulturen beziehen von Wehmer (l. c.), und dieser Autor scheint die Gleichwerthigkeit von K und Na zu postuliren. „Scheint", sage ich, denn er verklausulirt sich so stark, dass es nicht eben immer leicht ist, hinter seine Meinung zu kommen, die vielleicht auch etwas schwankender Natur ist: Wir finden l. c., pag. 294, Anm. 2: „Zahl und Anordnung der von O. Loew angestellten Versuche lassen allgemeinere Schlüsse kaum zu. Das zeigt u. A. auch die angegebene Nichtvertretbarkeit der Kalium- durch Natriumsalze. Darauf komme ich a. a. O. zurück." Ferner wird auch S. 439 ein K-freier Versuch aufgeführt. Hier soll es der Aspergillus niger nach 87 Tagen in einer Na-haltigen Zucker-Nährlösung bis zum Trockengewicht 0,18 resp. 0,24 g gebracht haben. Auf S. 569 finden wir dann: „Wenn unseren Pilzen nur Na-Salze geboten wurden, so versteht sich, falls sie wachsen, eine Verarbeitung derselben von selbst, obschon ja immerhin stets in den Umtrieb zurückkehrende Spuren von Kalium genügen würden, die directe Verarbeitung von Na-Salzen unnöthig zu machen."

Meine eigenen Versuche, zu denen ich jetzt übergehe, handeln durchweg von Aspergillus niger, mit Ausnahme weniger, bei denen das Gegentheil ausdrücklich bemerkt ist.

Es dauerte geraume Zeit, bis ich darüber im Klaren war, ob der Pilz das Kalium wirklich nöthig habe, oder nicht: in Uebereinstimmung mit den Resultaten früherer Autoren keimten die Sporen zunächst auch ohne Kaliumzugabe erheblich, und bildeten leidliche Mycelien. Schliesslich aber erreichte ich doch mein Ziel, und konnte nachweisen, dass Kalium unentbehrlich ist, wenn ein auch nur einigermassen erhebliches Auskeimen eintreten soll; bevor wir auf die K-freien resp. -armen Kulturen übergehen, müssen wir ganz kurz auf das Verhalten der Sporen in noch unvollkommenen Lösungen eingehen.

In ganz reinem Wasser zunächst keimten die Sporen auch nach 10 Wochen absolut noch nicht, nur einige wenige hatten schmächtige, mikroskopisch sichtbare Keimschläuche getrieben, und zwar nur solche, die in der Nähe eines mit den Conidien zufällig hineingelangten Conidienträgerstückes lagen, es war offenbar von diesem Nährstoffe diffundirt.

Ebenso wurden Sporen in 4procentige, sorgfältig gereinigte Rohrzuckerlösung eingesäet, nach 10 Wochen war eine makroskopisch eben kaum sichtbare Keimung eingetreten, das Mikroskop erwies, dass einzelne Sporen mehr oder minder normale Schläuche getrieben hatten, die Mehrzahl zeigte jedoch ganz eigenartige hefeartige Sprossungen; die Conidien hatten elliptische Formen angenommen, ihr Volum um das Mehrfache vergrössert, und führten je einen grossen Fetttropfen im Innern. An Wägung war natürlich nicht zu denken. Hier und da war eine verkümmerte Conidienträgeranlage zu entdecken.

Bei meinen nunmehr zu erörternden Kaliumversuchen verfuhr ich derart, dass ich absolut identische Kolben ansetzte, die sich einzig und allein durch verschiedenen Gehalt an KCl[1]) unterschieden. Die Nährlösungen wurden somit in uno hergestellt; ich wählte das Chlorid, um nicht eine Säure, die als Nahrung dient, einzuführen; um den verschiedenen Cl-gehalt möglichst zu eliminiren, diente als N-Quelle NH_4Cl. Es wurde nun bestimmt, welches der geringste KCl-Gehalt ist, der sich eben noch in einer Förderung des Pilzes gegenüber KCl-freien Kulturen geltend macht.

Ein orientirender Versuch war folgender:

Rohrzucker	4 %	Kulturen à 25 ccm in Jenaer Glaskolben. Temp. 30°.
NH_4Cl	0,25 %	
$MgSO_4$	0,05 %	
$(NH_4)_2HPO_4$	0,05 %	
$FeSO_4$	0,005 %	

No. 1:	0,4 % KCl	No. 7:	0,006 % KCl
„ 2:	0,2 „ „	„ 8:	0,003 „ „
„ 3:	0,1 „ „	„ 9:	0,0015 „ „
„ 4:	0,05 „ „	„ 10:	0,0008 „ „
„ 5:	0,025 „ „	„ 11:	0,0004 „ „
„ 6:	0,012 „ „	„ 12:	0 „ „

Nach 2 Tagen hatte No. 12 nicht, 1—11 deutlich gekeimt; nach weiteren zwei Tagen hatte 1—11 Deckchen mit Sporen gebildet, die mittleren Lagen hatten am meisten, 10 u. 11 deutlich weniger Sporen, 12 war kaum gekeimt. Der makroskopische

1) Die Kaliumsalze natürlich ebenso sorgfältig gereinigt wie die anderen.

Anblick blieb nun derselbe. Nach 10 Tagen wurde No. 9—12 gewogen; ich fand No. 9: 0,091 g (100 ° trocken)
„ 10: 0,056 „
„ 11: 0,038 „
„ 12: unwägbar.

Bei dem grossen Unterschied zwischen No. 11 u. 12 waren wir aber offenbar noch nicht an die Grenze der Leistungsfähigkeit gelangt. Es wurde also ein identischer Versuch, aber mit geringerem KCl-gehalt, angesetzt, und zwar:

No. 1: 0,002 % KCl	No. 5: 0,00012 % KCl
„ 2: 0,001 „ „	„ 6: 0,00006 „ „
„ 3: 0,0005 „ „	„ 7: 0,00003 „ „
„ 4: 0,00025 „ „	„ 8: 0 „ „

Auch hier war noch nach zwei Tagen ein deutlicher Unterschied zwischen No. 7 u. 8 erkennbar. Nach 8 Tagen war No. 1 kohlschwarz von Sporen, von No. 2—6 fiel die Zahl der Sporen, No. 7 war steril, No. 8 hatte knapp gekeimt. Nach 14 Tagen wurden Trockengewichtsbestimmungen vorgenommen: es ergab

No. 5: 0,022 g	No. 7: 0,039 g
„ 6: 0,017 g	„ 8: 0,0025 g.

Als wichtiges Resultat also auch noch ein scharfer Unterschied zwischen den Kulturen, welchen 0,00003 % KCl zugesetzt war, und der „Kalium freien“. Ob die Thatsache, dass No. 7 ein höheres Gewicht zeigte wie No. 5 u. 6, „zufällig“ war, oder damit zusammenhängt, dass No. 7 einen zu kleinen Kaliumgehalt zur Sporenbildung hatte, und deswegen vielleicht in correlativer Weise vegetativ kräftiger austrieb, lasse ich fraglich. — Zwei weitere Versuchsreihen ergaben ähnliche Resultate, zeigten aber zugleich, dass, wenn man den Gehalt an KCl noch weiter sinken lässt, ein Unterschied gegen „kaliumfreie“ Kulturen bald aufhört. In der reinsten Kulturreihe konnte ich eben noch einen Unterschied in der Entwickelnng des Pilzes constatiren, ob ich 0,00002 % KCl zusetzte oder nicht. Zweihundertstel Milligramm in 100 Cubikcentimetern etwa wird vom Pilze eben noch „empfunden“. Wie gross nun der absolute Gehalt an Kalium in den „kaliumfreien“ Kulturen ist, kann man daraus deshalb nicht absehen, weil man nicht weiss, wie gross der Kaliumgehalt sein muss, damit er den

Pilz zum Auskeimen anregt. Soviel sehen wir aber sicher, dass es sich um eminent kleine Massen handelt, und dass wir wirklich mit relativ sehr reinen Substanzen arbeiten.

Im Anschluss hieran sollen noch kurz drei Kulturserien besprochen werden. Seit Raulin weiss man, dass Zusätze von Zn, Fe-[1])salzen u. A. auch am Pilz als Stimulantia wirken, und u. U. das Trockengewicht um das Mehrfache steigern können. Es war also zu untersuchen, ob etwa ein verschiedener Gehalt an solchen Stoffen das Bild der Kulturen mit sinkendem KCl-Gehalt irgend merklich verändert; die Antwort war: „Nein“, wie folgender Versuch zeigt:

Zucker	3,75 %	Kulturen à 25 ccm.
NH_4Cl	0,1 „	
Asparagin	0,1 „	
$MgSO_4$	0,05 „	
$(NH_4)_2HPO_4$	0,05 „	
$FeSO_4$	Spur	

No. 1: Ohne weiteren Zusatz,
„ 2: $+$ 0,04 % $FeSO_4 + 7H_2O$.

Innerhalb der Serien:

1a . . .	0,0004	%	KCl
1b . . .	0,00004	„	„
1c . . .	0	„	„
2a . . .	0,0004	„	„
2b . . .	0,00004	„	„
2c . . .	0	„	„

Nach einer Woche ergab sich kein Unterschied zwischen 1 und 2. Die beiden a-Kulturen hatten Decken mit reichlich, b mit etwas weniger Sporen, c war schwach gekeimt. Nebenher sei darauf hingewiesen, dass auch das Asparagin keine wesentliche Aenderung bewirkte.

Eine Frage, die wir noch nicht besprochen haben und der wir jetzt experimentell näher treten ist die, ob wir nicht auf die Stoffe mit zu achten haben, die wir mit, d. h. in den Conidien

[1]) Wir sehen hier zunächst von der nach Molisch erwiesenen Nothwendigkeit des Fe ab; es wurde bei all' diesen Versuchen etwas Ferrosulfat beigegeben. Cf. im Uebrigen den letzten Theil der Arbeit.

in die Nährlösung einführen. A priori können wir schon „nein“ sagen, denn das Gewicht der ganzen Sporen ist schon ein so unvorstellbar kleines, dass die Masse des auszuschliessenden Stoffes in ihr erst recht vernachlässigt werden muss. Wir können aber die Frage etwas verschieben, ob nicht etwa Sporen, die auf guten Nährlösungen gewachsen, solchen, die von unterwerthigen stammen, überlegen sind, etwa sich schon geringere Kaliummengen zu Nutze machen können. Versuch:

Nährlösung		KCl	
Rohrzucker $2\frac{1}{2}$ %		No. 1: 0,0001 % KCl	Jenaer Glaskolben à 25 ccm., Temp. 30°.
NH_4Cl	wie oben.	„ 2: 0,00005 „ „	
$MgSO_4$		„ 3: 0,000025 „ „	
$(NH_4)_2HPO_4$		„ 4: 0,000012 „ „	
$FeSO_4$		„ 5: 0,000006 „ „	
		„ 6: 0 „ „	

Es waren je zwei Kochkolben vorhanden, die eine Serie 1—6 wurde mit Sporen besäet, die auf einer guten, normalen Nährlösung erwachsen waren, die andere 1^1—6^1 mit solchen, die einer kaliumarmen, natriumhaltigen, sonst aber identischen entstammten. Es ergab sich während der 9 tägigen Versuchsdauer kein Unterschied zwischen 1 und 1^1 u. s. w. Die Grenze der Sichtbarkeit des KCl-Zusatzes lag hier zwischen 2 und 3.

Ein weiterer Versuch sollte entscheiden, ob sich die untere Grenze bei verschiedener Kohlenstoffquelle verschöbe. Es wurden also zwei Parallelkulturreihen angesetzt. Der Mineralgehalt war derselbe wie oben, die eine Serie erhielt Rohrzucker 3 %, die andere essigsaures Ammon 3 % innerhalb jeder Serie:

KCl	
No. 1: 0,0004 % KCl	Temp.: 30° (Jenaer Kochkolben à 25 ccm).
„ 2: 0,0002 „ „	
„ 3: 0,0001 „ „	
„ 4: 0,00005 „ „	
„ 5: 0,000025 „ „	
„ 6: 0 „ „	

Die Zuckerkulturen ergaben nach vier Tagen das erwartete Resultat: No. 1—3 war leidlich gewachsen, No. 4 u. 5 weniger, No. 6 hatte kaum gekeimt. Die Essigsäurekulturen wuchsen leider nicht[1]), ich führte den Versuch mehr an, um auf eine Lücke

1) Warum ist mir nicht klar.

(Variation der C-Quelle) hinzuweisen, die, wie ich gerne zugebe, in meinen Versuchsreihen vorhanden ist.

Die bisherigen Kulturen waren alle direct miteinander vergleichbar: gleiche Gefässe, gleiche Substanzen, gleiche Temperatur, gleiches Volumen der Nährlösung. Ich führe zum Schluss noch einen vor längerer Zeit angestellten Versuch an; damals war mir die Herstellung kaliumfreier Nährlösungen noch nicht geglückt:

Glycerin . . .	3,75 %	Kochflaschen à 100 ccm, Temperatur 34°.
$NH_4H_2PO_4$ . .	0,75 „	
$FeSO_4$ . . .	0,0010 „	
$MgSO_4$ . . .	0,5 „	

No. 1: 5 % K_2SO_4,	No. 6: 0,0049 % K_2SO_4,
„ 2: 1,25 % K_2SO_4,	„ 7: 0,0012 „ „
„ 3: 0,31 „ „	„ 8: 0,0003 „ „
„ 4: 0,078 „ „	„ 9: 0,00008 „ „
„ 5: 0,019 „ „	„ 10: 0 „ „

Nach 23 Tagen ergab an Trockengewicht:

No. 1: 1,388 g,	No. 6: 0,865 g,
„ 2: 1,196 „	„ 7: 0,544 „
„ 3: 1,163 „	„ 8: 0,408 „
„ 4: 1,181 „	„ 9: 0,342 „
„ 5: 1,173 „	„ 10: 0,177 „

Wir sehen somit, von unten ausgehend, eine allmähliche Steigerung bis etwa 0,02 % K_2SO_4, von wo ab eine reichlichere Kalidüngung keinen sichtlichen Effect mehr hervorbrachte, aber auch das Erntegewicht nicht drückte. Nach unten zu sehen wir hier, wie auch in den früher angeführten Kulturen ein allmähliches Sinken des Gewichtes mit dem Kalisalzgehalt; doch sinkt stets das Erntegewicht viel langsamer als der K-Gehalt; worauf dies beruht ist schwer zu sagen. Vielleicht wirthschaftet der Pilz von vornherein ökonomischer, falls ihm ein wichtiger Nährstoff nur in geringen Mengen geboten wird. Vielleicht macht sich aber auch schon die Anstauung von CO_2 schädigend gelten, naturgemäss um so mehr, je kräftiger der Pilz sich entwickelt.

Resumiren wir mit ein paar Worten, so sehen wir, dass der Pilz ohne Kalium nicht zu gedeihen vermag, dass das geringe Auskeimen ohne dieses Metall sicher auf minimalen Verunreinigungen beruht.

Kann aber das Kalium durch andere Alkalien vertreten werden, sind, wie man sich häufig, wenn auch nicht ganz glücklich ausdrückt, andere Alkalien mit ihm physiologisch isomorph? Dieser Frage wollen wir uns jetzt zuwenden und bemerken, dass wir im Vorhergehenden die Frage nach der etwaigen Vertretbarkeit des K durch NH_4 schon im verneinenden Sinne beantwortet haben.

Wir fangen mit dem Alkali mit niedrigstem Molekulargewicht an, um schliesslich beim höchsten zu enden.

Lithium, 7,0. Dieses Metall kann nach allen bisherigen Erfahrungen das Kalium nicht ersetzen. Schon Nägeli constatirte, dass in Li-haltigen Lösungen nichts wuchs, es ist dies auf eine giftige Wirkung dieser Basis zurückzuführen, da er in K-freien Lösungen nicht unbeträchtliches Wachsthum erzielte. Ich selbst constatirte z. B. für Penicillium sp., dass schon ein Gehalt von $^1/_2$—$^1/_3$ % LiCl die Sporenbildung verhindert. Somit ist die physiologische Wirkung dieses Metalls gegenüber Pilzen eine ähnliche, wie gegenüber Chlorophyllpflanzen.

Natrium, 23. Während das Li mit Hilfe seiner unlöslichen Salze leicht von etwaigen Kalium-Beimengungen zu befreien ist, war dies schon beim Na eine etwas prekäre Sache, immerhin gelang es ziemlich leicht durch Umkrystallisiren, z. B. des Nitrates. Eine äusserst bequeme Mode, um es als NaCl kaliumfrei zu erhalten, verdanke ich einer freundlichen Mittheilung von Herrn Professor Rose: man fällt es aus seiner wässerigen Lösung durch Salzsäuregas, wäscht es schliesslich mit Alkohol.

Mein Resultat ist nun, in Uebereinstimmung mit Nägeli's Befunden, dass das Na das Kalium nicht ersetzen kann. Es wurden sehr verschiedene, hauptsächlich Zuckernährlösungen verwandt, ich verzichte darauf sie im Einzelnen aufzuführen und verweise auf die Behandlung der Rb-Frage: es wurden bei den dort aufgeführten Versuchen stets Controlkulturen mit äquimolekularen Na-Mengen ausgeführt; wenn auch nur eine leidliche

Sorgfalt auf die Reinigung der Salze verwandt wurde, so wuchs in K-freien Na-Kulturen nie mehr als in alkalifreien. Die Frage, ob etwa bei mangelhaftem Kaliumgehalt ein Na-Gehalt helfend eingreifen kann, berücksichtige ich hier nicht und weise nur darauf hin, dass viele Kulturen, die mit Rücksicht auf diese Frage angestellt wurden, kein positives Resultat ergaben. Auch nur ganz oberflächlich streife ich die Frage, ob NaCl, bezw. ein anderes Na-Salz schädigend wirken kann[1]). Ist nun auch solch' schädigender Einfluss nicht stark hervortretend, so ist er doch, z. B. durch Retardirung der Sporenbildung u. A. erkenntlich. Ob etwa diese „giftige" Wirkung sich dadurch geltend macht, dass bei Anwesenheit grösserer NaCl-Mengen das Kalium als stärkere Basis sich an das Cl wirft und das Na in solche Verbindungen zwingt, die nur als K-Verbindungen in den Dienst des Lebens treten können, soll nicht weiter erörtert werden. Es würde sich dann die Wirkung analog verhalten mit der, welche Loew[2]) dem Mg bei Abwesenheit des Ca vindicirt, oder Bunge[3]) dem KCl beim Eintritt in den thierischen Organismus. Complicirt würde die Frage besonders dadurch, dass nach dem Gesetz der chemischen Massenwirkung hier nicht nur die Stärke der Basis, sondern auch ihre Concentration wirksam ist, und diese letztere innerhalb der Zelle von der Diffusionsfähigkeit, die vielleicht ihrerseits wieder von dem lebenden Plasma geregelt und verändert wird, abhängt. Genug davon, denn ein guter Versuch würde hier mehr leisten, als seitenlange Discussionen.

Rubidium, 85,2. Ich gestehe, dass mir die Frage nach der Vertretbarkeit des Kalium durch Rubidium recht viel Schwierigkeiten machte. Es zeigte sich schliesslich in der That, dass hier die Dinge nicht so glatt liegen, wie beim Na oder Li, dass vielmehr das Rb eine Zwischenstellung einnimmt, dass es das Kalium theilweise zu vertreten vermag.

Die Rb-Präparate, die zuerst benutzt wurden, waren Rb_2SO_4 und $RbNO_3$, daneben auch das saure Tartrat, von Merck in

1) Cf. u. a. auch Wehmer, Beitr. z. Kenntniss einheimischer Pilze I, Hannover und Leipzig 1893, p. 68.

2) Flora 1892, S. 380 f.

3) Lehrbuch d. chemischen u. path. Physiol., 2. Aufl., S. 108.

Darmstadt bezogen. Dieselben wurden häufig umkrystallisirt. Ich erhielt nun zunächst das Resultat, dass bei mässiger Concentration, etwa 0,1 (höchstens) bis 0,02 %, stets in Rb-Kulturen eine Keimung auftrat, die der in Na-Kulturen oder in alkalifreien Lösungen überlegen war, an die der Kaliumkulturen jedoch nicht hinanreichte; zumal zeigten sich nie Sporen, und das Mycel sah ungesund aus. Es wurde dies beobachtet in den allerverschiedensten Nährlösungen. Lange Zeit glaubte ich, dass das Rb bis zu mehreren Procenten durch K verunreinigt sei. Liess sich Letzteres auch spektroskopisch nicht nachweisen, so wusste ich doch, dass bei grösserer Prävalenz des Rb dessen helle Linien die K-Linie überstrahlen können. Auch RbCl gab ähnliche Resultate, selbst wenn ich versuchte, es durch Ausfällen mit gasförmiger HCl in Platinschale, Waschen mit frisch destillirtem Alkohol und Trocknen in derselben Platinschale zu reinigen.

Auf die richtige Spur wurde ich endlich geleitet, als ich zuerst eine weisse, sterile Rb-Kultur und eine mit der äquivalenten Menge K versehene, üppige sporentragende Kultur wog. Die Wage zeigte, dass der Augenschein trügte; beide Kulturen wogen beinahe gleich viel. Konnte somit also von einer Vertretbarkeit nicht die Rede sein, da das Rubidium keine Sporenbildung ermöglichte, so war doch andererseits eine specifische Wirkung des Rb sicher, insofern es hohe Erntegewichte ermöglichte. Um nun dieser „theilweisen" Vertretbarkeit näher auf die Spur zu kommen, wurden die folgenden Experimente eingeleitet, die etwas näher geschildert werden sollen, um die Sachlage genau zu charakterisiren.

Folgendes ist allen Kulturserien gemein, und sei darum ein für allemal hervorgehoben: Es wurden benutzt Jenaer Glaskolben à 25 ccm Nährlösung; Temperatur 30°. Das Wasser war aus Platin überdestillirt. Kohlenstoffquelle war meist Rohrzucker, wie gewöhnlich gereinigt; als combinirte Stickstoff-Phosphorquelle diente Di-Ammonphosphat, ausserdem war noch Bittersalz und Ferrosulfat zugegen, so dass möglichst wenig Substanzen zur Herstellung der ganzen Lösung dienten. Ich hatte früher mit dieser Zusammensetzung schlechte Erfahrungen gemacht[1]),

1) l. c., p. (110).

fand aber dann, wenn ich etwas weniger $(NH_4)_2HPO_4$ nahm, dass die Resultate günstiger wurden; auch Asparagin wurde verwandt. Jedenfalls aber hätte man mit noch einer anderen N-Quelle (etwa NH_4Cl) bessere Resultate erzielt[1]). Die oben geschilderten Vorsichtsmassregeln waren übrigens, wie bemerkt sei, bei den Versuchen betreffs der Ersetzung des K durch Na und Li nicht von Nöthen. Besonderes Augenmerk musste ich auf die Reinheit des Rb werfen. Die Reinigung wird bei den einzelnen Versuchen besprochen werden.

Der nun zunächst zu beschreibende Versuch sollte entscheiden, inwieweit das Umkrystallisiren resp. Umfällen mit Alkohol die Rb-Salze von etwaigen Kaliumspuren befreien könne. Als Indicator dafür sollte der Pilz selbst dienen. Es wurde RbCl, von Merck bezogen, acht Mal mit Alkohol ausgefällt, die jeweiligen Mutterlaugen gesammelt und in Platinschalen wieder eingedampft, so dass drei Präparate resultirten: 1. das Merck'sche, 2. das „gereinigte“ und 3. die Rückstände. Die Nährlösung bestand aus:

Rohrzucker	1 %,
Asparagin	0,1 %,
$MgSO_4$, krystall. . . .	0,005 %,
$(NH_4)_2HPO_4$	„
$FeSO_4\ 7H_2O$	0,0005 %.

No. 1: 0,008 % KCl,

„ 2: 0,006 „ NaCl { a) gereinigt (HCl gefällt), b) gewöhnlich,

„ 3: 0,01 „ RbCl { a) acht Mal umgefällt, b) Rückstand davon, c) Merck'sches Präparat,

„ 4: ohne Alkali.

Als Hauptergebniss sei mitgetheilt, dass die RbCl-Kulturen alle identisch waren; unsere zeitraubende Operation hatte also das Präparat nicht verändert.

1) Nach mehrfachen Erfahrungen verhalten sich die Trockengewichte von einer nach dem obigen Recepte zusammengesetzten Nährlösung zu einer solchen mit Zusatz von ca. 0,25 % NH_4Cl annähernd wie 1 : 1,5 (Einfluss der Oxalsäure?).

Im Uebrigen sei der Verlauf der Kultur näher mitgetheilt, da er typisch ist. Ungefähr 36 Stunden nach der Impfung waren die Kaliumkulturen kräftig gekeimt, die Rb-, Na- und alkalifreien Kulturen waren alle gleich wenig gekeimt. 24 Stunden später hatte K ein lockeres, sporentragendes Deckchen aufzuweisen, Rb war nicht ganz unbeträchtlich gekeimt, während Na stark dagegen im Rückstand war. Nach zehn Tagen wurde die Kultur abgebrochen. Die Na-Kultur glich der alkalifreien, die Rb-Kultur wies ungesundes, steriles Mycel auf. K hatte eine sporentragende Decke.

Etwas andere Zusammensetzung, aber ganz ähnliches Resultat wies der folgende Versuch auf.

Rohrzucker . . .	5 %,
$MgSO_4$, kryst. . .	0,05 %,
$(NH_4)_2HPO_4$ . . .	0,05 „
$FeSO_4$	0,01 „

No. 1: RbCl, rein . .	0,02 %	bezw. äquivalente Mengen von KCl u. NaCl,
„ 2: RbCl, „ . .	0,012 „	
„ 3: RbCl (Merck)	0,2 „	
„ 4: ohne Alkali.		

Wieder wuchsen zuerst nur die Kaliumkulturen ordentlich heran, Rb blieb während zweier Tage zurück, holte dann aber nach, um schliesslich sterile, weisse Decken aufzuweisen, während Kalium massenhafte Sporen aufwies. Das Einzige, was meinen Frieden störte, war die mit 0,2 % RbCl versehene Kultur. In solcher Concentration wirkt das Rb schon stark giftig, es entwickelte sich zunächst gar nichts, schliesslich aber bildete sich ein stark geschädigt aussehendes Mycel, welches jedoch nicht unbeträchtliche, allerdings kümmerliche Conidienträger mit dunkeln Sporen aufwies. Sollte das Rb doch in solcher Concentration die Sporenbildung ermöglichen oder kaliumhaltig sein und von diesen Spuren durch die oben geschilderten Manipulationen nicht befreit werden können? Um dies zu entscheiden, griff ich auf die alte, klassische Methode Bunsen's zurück: ich fällte das RbCl mit Platinchlorid, wusch das Rubidiumplatinchlorid lange mit kochendem Wasser aus, trocknete es, zersetzte es im Wasserstoffstrom, zog das RbCl wieder im Platintiegel aus, um es

schliesslich einzudampfen. Dies Präparat zeigte nun in seiner Wirkung auf den Pilz thatsächlich Differenzen im Vergleich mit dem anderen, die ich mir nur so erklären kann, dass dieses letztere wirklich noch Spuren von Kalium enthielt, von denen es durch Umkrystallisiren nicht zu befreien war [1]).

Ich fasse nun meine Resultate mit diesem reinsten RbCl, wie folgt, zusammen: Zwei Seelen streiten sich in der Brust des Rubidiummolekel, die eine möchte die Functionen des Kaliums im Pilz ersetzen, die andere wirkt ihr entgegen und ist ein Gift für den Pilz. Es resultirt hieraus, dass in einer möglichst kaliumfreien Rb-Nährlösung die Aspergillus-Spore wohl vegetativ auskeimen, nicht aber Conidien bilden kann, ja die Anlage der Conidienträger unterbleibt. Was das schliesslich erreichte Erntegewicht betrifft, so ist es verschieden, je nach der Qualität der Nährlösung. In guten Nährlösungen ist das Gewicht der sterilen Rb-Decke ungefähr gleich dem einer entsprechenden Kaliumdecke, in schlechteren tritt die hemmende Wirkung des Rb mehr hervor, es erzeugt nur viel geringeres Erntegewicht. Wird das Rb-Salz hingegen nicht allzu subtil gereinigt, d. h. enthält es noch Kalium, so kommt die vereinigte Rb-K-Wirkung derart zur Geltung, dass meist ein bedeutend höheres Erntegewicht als in blossen Kaliumkulturen erzielt wird. Ob das Rb hier thatsächlich als Stimulans wirkt oder etwa nur negativ derart, dass es die Sporenbildung behindert und dadurch den Pilz zu länger fortgesetztem vegetativen Austreiben veranlasst, ist zweifelhaft. Desgleichen muss ich unentschieden lassen, ob ganz ohne Kalium das Rb auch seine Wirkung ausüben würde, oder ob etwa hierzu die aus der Nährlösung nicht vollkommen zu entfernenden Kaliumspuren nöthig sind.

Ich bin mir, wie ich hervorheben möchte, dessen wohl bewusst, dass die Frage im Einzelnen schwierig zu entscheiden ist, dass vielleicht manche meiner Deutungen noch eine Aenderung

---

1) Die richtige Methode Rb auf Kaliumspuren zu untersuchen, besteht bekanntlich darin, ersteres mit Platinchlorid auszufällen, die Fällung mit kochendem Wasser zu extrahiren (grössere Löslichkeit des $KPtCl_4$ in Wasser), dies einzudampfen und den Rückstand spektroskopisch zu prüfen. Ich konnte auch auf diese Weise kein K neben dem Rb constatiren; möglicher Weise gehört dazu jedoch eine grössere Uebung und Erfahrung.

erfahren wird. Um so mehr Werth möchte ich legen auf die nackten Versuchsresultate und Zahlen, die ich hier folgen lasse.

Rohrzucker	. . .	3 %,
$(NH_4)_2HPO_4$	. .	0,03 %,
$MgSO_4\,7H_2O$	. .	0,01 „
$FeSO_4\,7H_2O$	. .	0,001 „

	I. RbCl (Merck)	II. RbCl (als Platinchlorid gereinigt)	III. KCl	IV. NaCl
No. 1:	0,4 %	0,4 %	0,24 %	0,2 %
„ 2:	0,1 „	0,1 „	0,06 „	0,05 „
„ 3:	0,025 „	0,025 „	0,015 „	0,0125 „
„ 4:	0,006 „	0,006 „	0,004 „	0,003 „
„ 5:	—	0,0015 „	0,001 „	—
„ 6:	—	0,0004 „	0,00025 „	—
„ 7:	—	0,0001 „	0,00006 „	—
„ 8:	—	0,000025 „	0,0000125 „	—

Nach drei Wochen hatten von den RbCl-(Merck)-Kulturen No. 1 u. 2 Mycel mit wenigen Sporen, No. 3 u. 4 steriles Mycel. Die „reinen“ RbCl-Kulturen zeigten keine Sporen, sondern nur verschieden grosse, sterile Mycelien. Die Kaliumkulturen No. 1 bis 6: sporenprangende Decken; No. 7 u. 8: steriles Mycel. Die Na-Kulturen hatten nur ganz schwach gekeimt.

Das Trockengewicht war:

	RbCl (Merck)	RbCl, rein	KCl
No. 1:	0,097 g	0,063 g	0,092 g
„ 2:	0,155 „	0,103 „	0,088 „
„ 3:	0,108 „	0,097 „	0,104 „
„ 4:	0,113 „	0,095 „	0,093 „
„ 5:	—	0,071 „	0,083 „
„ 6:	—	0,070 „	0,052 „
„ 7:	—	0,055 „	0,044 „
„ 8:	—	0,043 „	0,038 „

In den höchsten Lagen war das reine RbCl schon derart giftig, dass seine Pilzmassen denen des K nachstehen; in den mittleren Lagen stimmen die Ernten einigermassen überein; in den niedrigen übertrifft das Rb das K im Allgemeinen. Das nicht gereinigte Rb-Präparat zeigt höhere Erntegewichte, z. B. auch Sporenbildung; ich führe das auf K-Spuren zurück.

Ziemlich identisch ist das Resultat des folgenden Versuches:

Rohrzucker . . .	5 %,
NH_4Cl	0,035 %,
$(NH_4)_2HPO_4$ . .	0,0035 „
$MgSO_4\,7H_2O$ . .	0,0035 „
$FeSO_4\,7H_2O$ . .	(Spur).

	I. KCl	II. RbCl, rein	III. RbCl (Merck)
No. 1:	0,08 %	0,14 %	0,14 %
„ 2:	0,04 „	0,07 „	0,07 „
„ 3:	0,02 „	0,035 „	0,035 „

Nach elf Tagen hatten die Kaliumkulturen kohlschwarze Sporendecken, die reinen RbCl-Kulturen zeigten weisses Mycel, No. 3: am meisten, No. 1: am wenigsten. Die RbCl-(Merck)-Kulturen waren ähnlich, nur hatte No. 1 einige Sporen, No. 2 und 3 nicht. Die Gewichte waren:

	I. K	II. Rb, rein	III. Rb (Merck)
No. 1:	0,113 g	0,099 g	0,177 g
„ 2:	0,104 „	0,108 „	0,178 „
„ 3:	0,128 „	0,139 „	0,152 „

Es folgen schliesslich zwei Versuche mit minder guten Nährlösungen, d. h. solchen, die zu Anfang das Wachsen stark verlangsamen, wenn sie auch schliesslich anständige Trockengewichte erzielen lassen:

Calciumsaccharat	4 %	I, II		ohne Alkali
Asparagin . . .	0,01 „	III	0,04 %	RbCl (Merck)
$NH_4H_2PO_4$ . .	0,01 „	IV	0,08 „	RbCl (Merck)
$MgSO_4\,7H_2O$.	0,005 „	V	0,04 „	RbCl, rein
		VI	0,08 „	RbCl, rein
$FeSO_4\,7H_2O$ . .	Spur	VII	0,03 „	KCl.
		VIII	0,06 „	KCl.

Mit Essigsäure bis zur schwach sauren Reaction übersäuert.

Die Nährlösung erwies sich zunächst als miserabel; nach drei Tagen zeigte das Kalium Spuren von Keimung, die anderen erst nach 5 × 24 Stunden. Nach 14 Tagen hatten die Kalikulturen Inseln mit Sporen aufzuweisen, die Rb-Kulturen zeigten weisse Fladen, die alkalifreien Kulturen dito[1]).

1) Offenbar enthielt das Ca-Saccharat noch etwas Kalium.

Die Trockengewichte waren:

I 0,03 g	II 0,03 g	III 0,123 g	IV 0,102 g
V 0,050 „	VI 0,00 „	VII 0,175 „	VIII 0,183 „

Bei dieser Nährlösung hatte sich das Bild insofern verschoben, als Kalium an der Spitze marschirte, und die reinen Rb-Kulturen ganz niedrige Ernten aufwiesen, bezw. vollkommen versagt hatten.

Ein analoges Resultat ergab folgender, nicht ganz reiner Versuch: das Glycerin war nicht besonders gereinigt.

		Kulturen à 50 ccm
Glycerin . .	3 %	
Essigsäure . .	1/4 „	No. 1: KNO_3 . . 0,02 %
$MgSO_4$, kryst.	0,05 „	„ 2: $RbNO_3$. 0,03 „
$NH_4H_2PO_4$.	0,05 „	„ 3: ohne Alkali.

Nach 5 1/2 Wochen: K: 0,157 g
Rb: 0,117 „
O: 0,04 „

Trotzdem also hier zweifellos nicht unbeträchtliche Kaliumspuren in der Nährlösung waren, hatte doch, selbst nach langer Zeit die Rb-Kultur die K-Kultur nicht erreicht: je schlechter die Nährlösung, um so giftiger das Rb!

Zum Schluss sei noch ein Versuch erwähnt, der, allerdings mit nicht gereinigtem RbCl ausgeführt, den Einfluss einer stärkeren Säuerung auf die Rb-Wirkung illustrirt.

Rohrzucker . . . 4 %,
$NH_4H_2PO_4$ . . . 0,05 %,
$MgSO_4$, kryst. . . 0,05 „
$FeSO_4$, kryst.

a] KCl 0,02 % b] RbCl 0,03 %
a[1]] dito, mit H_3PO_4[1]) angesäuert b[1]] dito, mit H_3PO_4[1]) angesäuert.

Von jeder Nummer drei identische Kulturen.

Es waren die Trockengewichte:

	nach 3 . 24 Std.	nach 6 . 24 Std.	nach 13 . 24 Std.
Kalium . . .	0,114 g	0,116 g	0,130 g
Kalium sauer .	0,102 „	0,113 „	0,125 „
Rubid. . . .	0,113 „	0,147 „	0,182 „
Rubid. sauer .	0,036 „	0,089 „	0,148 „

1) Nicht besonders gereinigt.

d. h. Unterschied zwischen saueren und ziemlich neutralen Kulturen macht sich nur bei den Rb-Kulturen bemerkbar. Die sauere Rb-Kultur bleibt zuerst stark zurück; nach 13 Tagen hat sie die Kalium-Kulturen eingeholt, während die neutrale Rb-Kultur, wie auch sonst, weiter ist[1]).

Um wenigstens Anhaltspunkte zu einem etwaigen Weiterarbeiten zu geben, kam ich auf den Gedanken, die Oxalsäurebildung, jenen von Wehmer so gründlich studirten Stoffwechselvorgang bei einer Rb-Kultur und einer K-Kultur, miteinander zu vergleichen. Es ergab sich eine so grosse Differenz, dass ich in einem Falle eine quantitative Bestimmung ausführte. In der oben auf Seite 514 beschriebenen Kulturreihe hatten die drei Kaliumkulturen zusammen 0,345 g, die drei RbCl- (rein) Kulturen zufällig ebenso viel, 0,346 g gebildet, während die anderen RbCl-Kulturen sich bis auf 0,507 g erhoben.

Die Menge des bei 110° getrockneten, krystallisirten Ca-Oxalates[2]) ergab:

KCl . . . . . 0,041 g (Trockeng.: 0,345)
RbCl, rein . . 0,183 „ („ 0,346)
RbCl, Merck 0,092 „ („ 0,507).

Es ergab sich also das beachtenswerthe Resultat, dass die Rb-Kulturen weit mehr Zucker bloss bis zur Oxalsäure verbrennen, um so mehr, je weniger Kalium zugegen ist. Eine genauere Verfolgung der Frage müsste besonders auch die entbundene CO_2 bestimmen, damit man einen Anhalt gewänne, ob zur Erzielung gleicher Pilzmassen bei Rb-Zugabe wirklich eine weit grössere Oxydationsthätigkeit erforderlich ist, als bei K-Zugabe, oder ob auch die Verarbeitung der Oxalsäure behindert ist. Auch wäre zu untersuchen, ob die Oxalsäure nach längerer Zeit in den Rb-Kulturen verschwände[3]). Eine weitere Frage ist, ob vielleicht einfach diese starke Oxalsäureansammlung den eigenartigen Charakter der Rb-Kulturen bedinge. Dies ist zu verneinen; einmal macht sich ja gleich zu Anfang, ehe von

1) Wichtig wäre es, auch mit reinstem RbCl saure Lösungen anzusetzen.

2) In der Nährlösung war offenbar freie Säure. Die Gewinnung und Bestimmung des Kalkoxalates wurde ganz nach Wehmer's Vorschrift genommen.

3) Natürlich wäre auch die Temperatur zu berücksichtigen. Nach Wehmer wird alle Oxalsäure bei 34—35° verbrannt; ob auch in Rb-Kulturen?

Vegetationsthätigkeit irgend etwas zu verspüren ist, eine retardirende Wirkung seitens des Rb geltend. Zum anderen sah Wehmer häufig in sporentragenden Decken eine stärkere Ansäuerung (cf. l. c., p. 467—468).

Auf eine weitere Möglichkeit müssen wir ganz kurz eingehen: wird in Rb-Kulturen mehr Oxalsäure angehäuft, so wird weniger CO_2 entbunden; nach der Seite des Gasaustausches werden also die Rb-Kulturen günstiger gestellt sein, als die K-Kulturen. Man könnte vielleicht versucht sein, darauf das höhere Erntegewicht der ersteren zu schieben. Es wäre dies jedoch kaum gerechtfertigt, da wohl die Oxalsäure selbst noch giftiger wirkt, wie die CO_2. Auch sah ich in Kulturen mit NH_4Cl als einzige Stickstoffquelle, also in oxalsäurefreien, dieselben Differenzen zwischen K und Rb. Es müsste natürlich noch untersucht werden, ob nicht in solchen Rb-Kulturen doch Oxalsäure auftritt. Jedenfalls wäre dieser Punkt weiterer Untersuchung werth!

Auch eine eingehende mikroskopische Untersuchung wäre erwünscht; ich erwähne nur, dass die Rb-Decken bei unseren Nährlösungen ein viel festeres Gefüge aufwiesen als die normalen; in die Augen springende Unterschiede im Bau der Zellen waren nicht zu entdecken.

Caesium 132,7. Da das Rubidium schon kein ganz einfaches Resultat ergeben hatte, verzichtete ich schliesslich auf eine wirklich exakte Untersuchung der Cs-Frage. Nur soviel will ich sagen, dass es sich im Allgemeinen in seiner Wirkung dem Rb anschliesst, nur im Allgemeinen ein weit geringeres Erntegewicht zu geben scheint. Die retardirende Wirkung tritt hier gegenüber der fördernden mehr hervor. Ich wandte die verschiedensten Nährlösungen an, stets trat ein bald grösseres bald geringeres vegetatives Wachsthum auf. Das Cs-Mycel ähnelte im Allgemeinen dem des Rb, abgesehen davon, dass es schlechter entwickelt war. Besonders schreckte mich von einer eingehenden Behandlung ab die Schwierigkeit der Reinigung; Cs von Rb zu befreien, dürfte nicht eben leicht sein. Ich begnüge mich somit bei diesem Stand der Frage, um so mehr als Molisch[1]) in einer Publication, die erschien, als meine Versuche

1) Die mineralische Nahrung der niederen Pilze, S. 20.

schon im vollen Gange waren, sich die Bearbeitung der Rb- und Cs-Frage vorbehält, und wir gewiss von diesem Autor ein tieferes Eindringen zu erwarten haben.

Zum Schluss der Alkalimetalle wollen wir kurz noch einige allgemeine Fragen erörtern; in wie weit dürfen wir unsere Resultate verallgemeinern? Was zunächst Aspergillus betrifft, so glauben wir ihn in hinreichend verschiedenen Nährlösungen gezüchtet zu haben, um die Behauptung der theilweisen Vertretbarkeit des K durch Rb auf alle Ernährungsbedingungen ausdehnen zu können. Immerhin wären noch einige andere, zumal ganz leicht zu reinigende Kohlenstoffquellen (essigsaures NH_4) zu versuchen. Vielleicht überwiegt hier die Giftwirkung noch bedeutender, im Einklang mit unseren Erfahrungen.

Ferner dürfen wir wohl die Befunde auf „Schimmelpilze“ im Allgemeinen ausdehnen. Untersucht wurden noch Formen von Penicillium, ferner Mucor stolonifer (z. B. in folgenden Nährlösungen: Rohrzucker 4 %, NH_4Cl 0,25 %, $NH_4H_2PO_4$ 0,05 %, $MgSO_4$ 0,05 %, $FeSO_4$ 0,005 %, 1. KCl 0,05 %, 2. RbCl äquiv. Kalium bildete ein grosses Mycel mit Sporen; Rb blieb bedeutend dahinter zurück; auch der Mucor hatte hier keine Sporen).

Noch experimentell zu entscheiden ist aber die Frage nach der Vertretbarkeit des Rb und K bei Sprosspilzen. Bekanntlich steht Winogradsky dafür ein; ich selbst glaubte, solange ich das Keimen der Rb-Sporen auf K schob, von einer Differenz mit den Befunden dieses ausgezeichneten Forschers sprechen zu sollen. Nach meinen heutigen Erfahrungen an Schimmelpilzen halte ich es aber nicht für ausgeschlossen, dass so einfache Vorgänge, wie das Aussprossen der Hefezellen auch bei Gegenwart von Rb allein möglich ist. Es wäre aber auch hier auf die Sporenbildung zu achten.

Werfen wir einen flüchtigen Blick auf grüne Pflanzen, so sehen wir also, dass Unterschiede zu den Pilzen im Verhalten gegen die Alkalien nur in so fern bestehen, als Rb und Cs schlechter ertragen werden. Sonst aber werden diese Metalle auch von Chlorophyllpflanzen aufgenommen, bedingen hier eigenthümliche morphologische Veränderungen, und verhindern

das Gedeihen. Zahlenmässige Belege findet man u. A. bei Loew[1]).

Warum kann schliesslich das Kalium durch Rubidium und Caesium nicht ersetzt werden? Ich glaube wir schenken uns die Beantwortung dieser Frage, bis weiteres experimentelles Material vorliegt. Warum nehmen ferner Rb und Cs eine besondere Stellung gegenüber dem Na und Li ein? Auch dies wissen wir nicht. Jedenfalls befähigt sie dazu irgend welche grössere Verwandtschaft mit dem Kalium; ihr von Nägeli herbeigezogenes gleiches Verhalten zum Krystallwasser ist jedenfalls nur ein Sympton dieser Verwandtschaft, und braucht für unsere Frage gar nicht in Betracht zu kommen[2]).

5. Die Erdmetalle.

Wir können hier geebnetere Bahnen wandern, als bei der Frage der Vertretbarkeit des K und Rb. Die Antwort auf die Frage, ob eine Vertretbarkeit des Magnesiums durch die Alkali-Erdmetalle oder andere verwandte Basen möglich ist, ist ein striktes Nein.

Um kurz die Literatur zu resumiren, so war wohl Ad. Mayer der erste, der darauf hinwies, dass für Gährungsorganismen das Magnesium sicher bedeutungsvoller sei, wie etwa das Calcium. Nägeli behauptete dann bekanntlich in der oft citirten Arbeit, gestützt auf nur einen höchst minderwerthigen Versuch[3]), dass Mg, Ca, Ba, Sr, wenn auch vielleicht nicht gleichwerthig seien, so doch jedes für sich allein den Pilz ernähren könne. Winogradsky wies dann die Unentbehrlichkeit des Magnesiums für Mycoderma nach. Auch hier finden wir keinen ganz strikten Gegensatz zwischen beiden Forschern, Nägeli arbeitete mit Schimmelpilzen, Winogradsky mit Hefen. Molisch's „I. Abhandlung über die mineralische Nahrung der niederen Pilze" erschien dann, als meine Untersuchungen schon vollständig abgeschlossen waren. Unsere Resultate decken sich im Allgemeinen; wir kommen unten noch auf die Arbeit zurück.

---

1) Die landwirthschaftl. Versuchsstationen, 1878, S. 389.

2) Cf. auch Pfeffer, Physiologie, p. 248.

3) l. c., p. 482.

Die Versuche, die im Folgenden zu beschreiben sind, waren die ersten einschlägigen Pilzkulturen, die ich durchführte. Im Allgemeinen unterscheiden sie sich von den oben citirten Kalium-Rubidium Versuchen dadurch, dass sie viel leichter anzustellen sind; es gelingt im Allgemeinen unschwer, die Nothwendigkeit des Mg nachzuweisen. Des Weiteren gilt im Allgemeinen für die Versuche, dass ihre Nährlösung ein grösseres Volumen hatte — es stand mir, wie erwähnt, in Leipzig ein weit grösserer Raum mit constanten Temperaturen zur Verfügung.

Nachdem die Unentbehrlichkeit des Mg unter verschiedenen chemischen und physikalischen Bedingungen der Ernährung zweifellos festgestellt war, gelang es auch bald zu erweisen, dass es durch andere Metalle nicht vertreten werden könne. Auch eine so weitgehende theilweise Vertretbarkeit, wie etwa zwischen Rb und K, wurde bei keinem anderen Element beobachtet. Meine Resultate stimmen mit denen Molisch's überein, sind nur bei Anwendung von verschiedeneren C-Quellen gewonnen. Molisch verwandte in erster Linie essigsaures Ammon, das vegetative Keimen in besseren Nährlösungen (Glycerin, Zucker) schiebt er allein auf deren Verunreinigung mit Mg-Spuren. Ich möchte aber auch hier wieder die Vermuthung aussprechen, dass die allgemeinen Ernährungsbedingungen mit Zucker einer-, Essigsäure andererseits so verschieden sind, dass dieser Schluss in seiner Allgemeinheit vielleicht etwas übereilt ist. Molisch giebt an, dass ohne Mg „nicht einmal ein Auskeimen der Pilzsporen stattgefunden habe“. Ob dieser Ausdruck nicht cum grano salis zu verstehen ist, möchte ich dahin gestellt sein lassen und bemerke, dass in meinen Kulturen ohne Mg-Zusatz schliesslich stets ein minimales Auskeimen eintrat, jedoch nicht etwa so weit, dass an Wägung der Mycelmasse hätte gedacht werden können. Ich erreichte dies auch bei Glycerin (von Merck bezogen, ohne weitere Reinigung) und bei Rohrzucker (mehrfach umgefällt), wo Molisch Mycelbildung stattfinden sah (z. B. 0,03 bis 0,06 g Trockengewicht in Rohrzuckerlösung à 50 ccm, nach 34 Tagen. Penicillium). Betreffs der Ausführung meiner Versuche fasse ich mich kurz, verweise auch auf meine vorläufige Mittheilung. Es sei bemerkt, dass eine Reinigung der verschiedenen Salze (Be, Zn, Cd, Ca, Sr, Ba) von Mg leicht und vollständig

gelang. Im Einzelnen erwähne ich folgende Versuche, als die ersten, die ich mit Erfolg anstellte. 6 Kochflaschen à 100 ccm:

2½ % Rohrzucker	No. 1: ohne Zusätze
0,5 „ KH_2PO_4	„ 2: + 0,02 % $Ca(NO_3)_2$
0,5 „ $Na_2S_2O_6$	„ 3: + 0,04 „ $Ba(NO_3)_2$
0,5 „ $NaNO_3$	„ 4: + 0,03 „ $Sr(NO_3)_2$
Spur $FeSO_4$	„ 5: + 0,02 „ $MgSO_4\,7H_2O$
	„ 6: + 0,02 „ $MgSO_4$ + 0,02 $Cu(NO_3)_2$.

Es keimten zunächst alle, aber nur 5 und 6 entwickelten sich zu sporentragenden Decken, 1—4 kamen nicht weiter. Ebenso verliefen Versuche, in denen Traubenzucker, Glycerin u. s. w. angewandt wurden. Auch wurde in der Zugabe der Mineralsalze der Stickstoffquelle erheblich variirt ($Mg(NO_3)_2$, u. s. f.). Unterschwefelsäure wurde nur bei Parallelkulturen mit Ba verwandt; sie wird nicht sehr gut vertragen; zumal in der oben verwandten, unnöthig starken Concentration schob sie die Entwickelung um mehrere Tage hinaus. Ba wirkte auch giftig, Sr dito, doch macht sich, wie vielfach bei derartigen schädlichen Zusätzen, die Wirkung nur in der ersten Zeit geltend, um schliesslich auszuklingen, falls die Ba-Concentration nicht gar zu hoch war. (Beobachtet an combinirten Ba-Mg-Kulturen.)

Ganz analog verliefen die vergeblichen Versuche, das Mg durch Elemente der Zn-Gruppe zu ersetzen. Ich gehe auf diese nicht ein, sondern will im Folgenden noch einige Kulturen mit sinkendem $MgSO_4$-Gehalt besprechen.

Glycerin . .	3,75 %	Kochflaschen à 100 ccm, Temp.: 33,5°, Aspergillus niger.
$NH_4H_2PO_4$.	1,25 „	
$FeSO_4$ . .	Spur	
K_2SO_4 . .	0,4 %	

Schwach mit H_3PO_4 und H_2SO_4 gesäuert.

No. 1:	5	%	$MgSO_4 + 7H_2O$,
„ 2:	1,25	„	„
„ 3:	0,31	„	„
„ 4:	0,078	„	„
„ 5:	0,019	„	„
„ 6:	0,0049	„	„

No. 7:	0,0012	%	$MgSO_4 + 7H_2O$,
„ 8:	0,0003	„	„
„ 9:	0,00008	„	„
„ 10:	0	„	„

Nach 27 Tagen ergab die Ernte (100°):

No. 1:	0,409 g,	No. 6:	1,035 g,
„ 2:	1,035 „	„ 7:	0,467 „
„ 3:	1,068 „	„ 8:	0,185 „
„ 4:	1,113 „	„ 9:	0,198 „
„ 5:	1,166 „	„ 10:	unwägbar.

In den ersten Kulturen war unter den obwaltenden Versuchsbedingungen der optimale Gehalt an $MgSO_4$, kryst. schon überschritten. Das Maximum erreichte die Kultur mit 0,02 % $MgSO_4 + 7H_2O$. Nach unten zu nahm Deckengewicht und Sporengehalt ab, No. 9 hatte kaum mehr Sporen. No. 3—7 sahen makroskopisch ziemlich gleich aus, No. 1 ursprünglich nur eine Flocke, die jedoch von Sporen kohlschwarz war. Ob mit dieser starken Sporenbildung die Abnahme des Erntegewichtes in näherem Zusammenhang steht, weiss ich nicht. Es sei nur darauf hingewiesen, dass dieser Versuch unter gleichen Bedingungen mit gleichen Substanzen angestellt war, wie der Versuch mit steigendem K_2SO_4-Gehalt[1]); man achte auf zweierlei: 1. eine über 0,02 % steigende K_2SO_4-Düngung erhöht zwar die Ernte nicht, vermindert sie aber auch nicht, während stärkere Dosen an $MgSO_4$ schaden. 2. Die „K-freie“ Kultur gab noch ein leidliches Erntegewicht, die Mg-freie nicht; offenbar ist das Glycerin relativ Mg-frei, K-haltig. Möglicher Weise liegt aber auch für Mg die „Reizschwelle“ höher als für K.

Der folgende Versuch sollte erweisen, ob verschiedene Fe-Gaben die Ernten je nach dem grösseren oder geringeren Magnesiumgehalt beeinflussten.

Glycerin	5 %	Temp.: 34°, Aspergillus niger.
K_2SO_4	0,05 „	
NH_4Cl	1 „	
KH_2PO_4	0,5 „	

1) Cf. oben S. 506.

No. 1:	0,0005 %	$MgSO_4$, kryst.,
„ 2:	0,00025 „	„ „
„ 3:	0,00012 „	„ „
„ 4:	0,00006 „	„ „
„ 5:	0 „	„ „

je eines ohne Eisen, eines mit 0,005 % $FeSO_4 + 7 H_2O$.

Der Versuch war leider nicht sauber; auch die „Mg-freien" Kulturen entwickelten durch irgend welche Verunreinigung namhafte Mycelien. Ich erhielt nach drei Wochen an Trockengewicht:

		ohne Fe	mit Fe
$MgSO_4$ . . .	0,00025 %	0,643 g	0,570 g
„ . . .	0,00012 „	0,265 „	0,352 „
„ . . .	0,00006 „	0,173 „	0,251 „
„ . . .	0 „	0,045 „	0,131 „

Wir sehen zunächst, dass auch ohne Fe der Pilz tüchtig wuchs; die Substanzen waren aber relativ unrein. Ein weiteres Resultat ist, dass der Eisenzusatz nur bei Mg-Mangel fördernd eingriff. Wir wollen dies Resultat hier nur registriren, glauben immerhin, dass es recht bemerkenswerth sein dürfte, doch müsste es noch durch einwandsfreie Versuche bestätigt werden.

Ein Punkt, auf den noch zu achten war, ist die Reaction der Nährlösung, da Loew[1]) behauptete, in saurer Lösung könne das Ca das Mg ersetzen. Doch entspricht auch dies nicht dem Sachverhalt, Mg ist durchweg unentbehrlich. Es sei nur auf eine immerhin bemerkenswerthe Beobachtung von mir hingewiesen, dass in Glycerinnährlösungen, die zum Theil phosphorsauer, zum Theil schwach ammoniakalisch waren, ungefähr dieselbe Ernte erzielt wurde, falls hinreichend, etwa 0,05 %, $MgSO_4$ vorhanden war (z. B. sauer 1,185 g, alkalisch 1,082 g). Die sauren überwogen aber die alkalischen um ein bedeutendes, falls nur wenig Mg, d. h. 0,0005 % Bittersalz zugegen war (z. B. sauer 0,873 g, alkalisch 0,391 g). Natürlich wäre noch zu untersuchen, ob dies eine Wirkung der sauren Reaction oder der Phosphorsäure im Speciellen war.

1) l. c. (Flora 1891), S 389.

Combinationen verschiedener Erdalkalien ergaben nichts wesentlich Neues; dass thatsächlich Ca entbehrlich ist, wurde mit Subtilität nachgewiesen. Man vergleiche den Versuch, den ich in der vorläufigen Mittheilung [p. (109)] erwähne. Dass vielleicht das Calcium, wenn man es der Nährlösung beigiebt, doch in den Dienst des Pilzes tritt, kann man nicht leugnen, es wäre etwa an Einlagerung in die Zellwand zu denken. Nur ist soviel sicher, dass nicht etwa eine correlative Vergrösserung oder Verstärkung aller anderen Organe eintritt, die sich in einer Gewichtserhöhung geltend machte.

Zum Schluss sei nochmals auf den schon oben (S. 497 f.) erwähnten Versuch mit und ohne Durchlüftung des Kolbens zurückgegriffen.

Glycerin . .	3 %	Schwach salzsauer,
NH_4Cl . .	1 „	Temp.: 34°,
KH_2PO_4 . .	1/2 „	Aspergillus niger.
K_2SO_4 . .	0,07 „	

No. 1:	$MgS_4 + 7 H_2O$	0,06 %,
„ 2:	„	0,001 „
„ 3:	„	0 „

Erntegewicht nach 17 Tagen:

	Gelüftet	Ungelüftet
No. 1:	0,729 g	1,197 g
„ 2:	0,235 „	0,886 „
„ 3:	0 „	0 „

Bemerkenswerth sind an sich die Differenzen in den Gewichten, ferner die Thatsache, dass die Differenz hier mit fallendem Mg-Gehalt sinkt. Ob dies letztere eine allgemeine Erscheinung ist, ob sie „zufällig“ ist, müssten weitere Versuche lehren.

Man wird vielleicht, ebenso wie wir selbst, den Eindruck haben, dass die zuletzt genannten Versuche weder unter sich, noch mit dem Thema in hinreichender organischer Verbindung stünden, zum Theil auch die Beobachtungen auf ungenügend experimentellem Fundament sich erhöben. Ich verhehle mir dies keineswegs, vielleicht kann es aber mit unseren geringen

Kenntnissen betr. der Mineralnahrung der Pflanzen entschuldigt werden. Man wird versuchen müssen, mit specielleren Fragestellungen auf diesem Gebiete vorzudringen; so habe ich denn meine Beobachtungen hier registrirt, vielleicht können sie dem Einen oder Anderen doch von Nutzen sein!

Wenn wir uns nun bezüglich der Frage, inwieweit die an Aspergillus und anderen Schimmelpilzen erprobte theilweise Vertretbarkeit des K durch Rb verallgemeinert und auf andere Organismen übertragen werden dürfe, einige Beschränkung auferlegen mussten, so sind wir bezüglich der Unentbehrlichkeit des Magnesiums zweifellos in einer glücklicheren Lage; nach allen bisherigen Erfahrungen dürfen wir wohl getrost aussprechen, dass das Magnesium ein Metall ist, dessen keine Pflanze zu ihrer vollkommenen Entwickelung entrathen kann, das vielmehr in das Leben einer jeden Zelle eingreifen muss. Bezüglich der Bakterien liegen ja allerdings noch keine genügenden Erfahrungen vor. Kann man nun wohl auch erwarten, dass mit weiterer Einsichtnahme in die verschiedenen Modi, vermittels deren diese Organismen sich Energiequellen behufs Aufbau ihrer Körpersubstanz resp. Unterhaltung ihres Lebens verschaffen, auch unsere Kenntnisse über deren Mineralstoffbedürfniss wachsen werden, so glaube ich doch schon, dass wir hier eher auf einen gesteigerten, als auf einen geringeren Bedarf an Mineralelementen gefasst sein können.

Interessant ist, dass die Schimmelpilze im Gegensatz zu den untersuchten Chlorophyllpflanzen des Calciums nicht bedürfen. Doch müssen wir hier vorsichtig sein und die Einschränkung machen, dass wir nur den Entwickelungsgang von Conidie zu Conidie, bezw. Spore zu Spore als Maassstab wählten. Von anderen Fruchtformen haben wir durchaus abstrahirt. Nun ist z. B. durch die Brefeld'schen Untersuchungen[1]) bekannt, dass bei Lösung des sterilen Gewebes der Sklerotien sich massenhaft Krystalle von Calciumoxalat ausscheiden. „Die Bildung und Abscheidung dieses Salzes steht mit den Lebensvorgängen im Innern des Sclerotiums im directen Zusammenhange.“ Es bedürfte einer weiteren Untersuchung, ob in solchen oder ähnlichen Fällen,

1) Untersuchungen über Schimmelpilze, II, p. 68.

also etwa beim Lösen der Wandungen auch der Pilz des Ca benöthigte. In einem anderen Falle von Vorkommen des Ca-Oxalates bei einem Pilze, dessen Kenntniss wir auch Brefeld verdanken, ich meine die Einlagerung dieser Krystalle in die Sporangienwand von Mucor, ist allerdings zweifellos das Ca entbehrlich; wir konnten Mucor ohne Ca züchten. Eine mikroskopische Untersuchung würde hier leicht Aufschluss gewähren.

Soviel ist allerdings sicher über jeden Zweifel erhaben, das Magnesium ist eine für das Leben des Protoplasmas integrirende Substanz, das Ca nicht. Warum wohl? Nach unseren heutigen Kenntnissen können wir nur das schon häufig gesungene Lied wiederholen, dass das Mg diese bevorzugte Stellung dem Maasse seiner Basicität verdankt[1]), vermöge dessen es die Fähigkeit hat, eine Stelle im Stoffwechsel auszufüllen, die stärkeren Basen, etwa dem Ca abgeht. Ohne über die Bedeutung des Mg damit etwas Bestimmtes aussagen zu wollen, erwähnen wir kurz Folgendes: Pfeffer war bekanntlich der Erste, der diese Basis, gebunden an Phosphorsäure und einen organischen Paarling, in der Zelle, in den Globoiden, unter dem Mikroskop nachweisen konnte[2]). Später erklärte Schmiedeberg[3]) die Proteïnkörner für Magnesiumvitellinate. In beiden Fällen zeigte das Magnesium die Fähigkeit, organische Säureradicale an sich zu ketten. Dass eben hier wesentlich die mässige Stärke seiner basischen Eigenschaften im Spiele ist, zeigte die Beobachtung des letztgenannten Forschers, dass es unmöglich ist, das Ca- und Ba-Salz direct herzustellen; Vitellin als äusserst schwache Säure wird schon durch CO_2 abgeschieden.

6. Das Eisen.

Erwähnenswerth sind und kurz behandelt seien hier die einschlägigen Befunde Raulin's. Ich kann an dieser Stelle überhaupt nicht umhin, für die äusserst grosse Sorgfalt, mit der dieser Autor arbeitet und seine Resultate verzeichnet, eine Lanze zu

1) U. a. Loew, Flora 1891, p. 380.
2) Pringsheim's Jahrb. VIII, p. 473 ff.
3) Zeitschr. f. physiol. Chemie, 1877, p. 205 ff.

brechen, obwohl die enorme Breite, mit der die Arbeit geschrieben ist, ihrem Werth Abbruch thut.

Raulin[1]) stellte zuerst sein „milieu type" auf, eine allerdings unnöthig complicirte Nährlösung für Schimmelpilze. Weiter fand er, dass Eisenoxyd und Zinkoxyd zwei Stoffe sind, die, einer Nährlösung beigefügt, ihren Ertrag bedeutend zu steigern vermögen; jedes der beiden soll seine Function haben, eines das andere nicht ersetzen können. Eigenthümlicher Weise erschien das Zn noch wichtiger wie das Fe; z. B. Trockengewicht einer Nährlösung:

mit 0,1 g $FeSO_4$ und 0,1 g $ZnSO_4$ in 3000 ccm .	18,9 g,
„ „ „ „ ohne $ZnSO_4$	9,8 „
ohne $FeSO_4$ mit 0,1 g $ZnSO_4$	11,6 „

Auch schon die Frage nach einer Vertretbarkeit des Fe durch Mn warf Raulin auf, fand eine geringe Steigerung der Ernte durch Mn-Zugabe und liess unentschieden, ob dies einer Wirkung des Mn oder einer Verunreinigung mit Fe zuzuschreiben sei.

Auffallend muss erscheinen, dass Nägeli dieses Autors mit keinem Worte Erwähnung thut, obwohl auch andere Fragen, z. B. die nach der Gleichwerthigkeit von NH_3 und HNO_3 als Stickstoffquellen, in weit befriedigenderer Weise behandelt werden als bei Nägeli.

Neuerdings ist die Frage durch die bekannten, schon citirten Arbeiten Molisch's wieder in Fluss gekommen. Es sei hier betont, dass diesem Autor zweifellos das Verdienst zukommt, die von Nägeli schon geforderte, aber leider nicht erfüllte Reinheit der Kulturmedien in Praxis umgesetzt zu haben. Molisch kam bekanntlich zu dem Resultat, dass das Fe ein integrirender Bestandtheil der Pilznahrung sei. Mit Exactheit konnte dies zwar nicht erwiesen, immerhin für Essigsäure-Nährlösungen mit grosser Wahrscheinlichkeit dargethan werden. Dass in Zucker- wie in Glycerin-Nährlösungen eine, wenn auch etwas schwache, doch vollkommene Entwickelung statt hatte, schiebt unser Autor auf Verunreinigungen dieser Stoffe mit Fe.

---

1) l. c., p. 343 ff.

Ich will im Folgenden nichts wesentlich Neues bieten, die gleich zu beschreibenden Versuche hatten nur den Zweck, ein Urtheil zu erlauben betreffs der Reinheit meiner Reagentien im Vergleich zu denen Molisch's.

Versuch:

Rohrzucker . .	$2\frac{1}{2}$ %	Jenaer Glaskolben à 25 ccm,
Asparagin . . .	0,25 „	Temp.: 30°,
$MgSO_4 + 7H_2O$	0,05 „	Aspergillus niger.
KCl	0,05 „	
$NH_4H_2PO_4$ . .	0,05 „	

No. 1:	$FeSO_4$, kryst.	0,005	g	in	25 ccm,
„ 2:	„ „	0,0025	„	„	25 „
„ 3:	„ „	0,0012	„	„	25 „
„ 4:	„ „	0,0006	„	„	25 „
„ 5:	„ „	0	„	„	25 „

In allen Gläsern entwickelten sich Decken. Nach mehreren Tagen zeigte sich deutlich, dass No. 1 am meisten, No. 4 am wenigsten Sporen hatte, No. 5 war fast ganz steril und weiss, nur unter dem Mikroskop sah man einige verkümmerte Conidienträger.

Dieser Versuch gab somit ein leidliches Resultat; leider versäumte ich das Trockengewicht festzustellen, denn später ist es mir nie mehr gelungen, in Rohrzuckerkulturen allerdings mit anderer Mineralsalznahrung durch Ausschluss des Fe die Sporenbildung zu unterdrücken. Auch wurde nie eine derartig starke Förderung durch Zusatz des Ferrosulfates erreicht, wie Molisch sie verzeichnen konnte. Ueberhaupt hatte ich den Eindruck, als ob man auch hier aus dem grösseren oder geringeren Wachsthum in verschiedenen „eisenfreien“ Nährlösungen nicht ohne Weiteres auf deren Eisengehalt schliessen dürfe, ohne die Qualität der Nährlösung genügend in Rechnung zu ziehen. Ich beschränke mich darauf, noch einen Versuch namhaft zu machen, der Winke für weitere Bearbeitung der Eisenfrage geben könnte. Schon Wehmer, der zu seinen Nährlösungen im Allgemeinen kein Eisen setzte, studirte die Beziehung zwischen Eisensalzen und Oxalsäurebildung in der Nährlösung, ohne zu ganz glatten

Resultaten zu gelangen. Er fand[1]) nur in Lichtkulturen eine Zersetzung der Oxalsäure durch die Eisensalze, einen Process also, welcher der Chemie schon lange bekannt ist, doch nur in NH_4NO_3-, nicht in KNO_3-Nährlösungen[2]). Ich selbst konnte auch in Dunkelkulturen bestimmen, dass in Fe-haltigen Kulturen der Oxalsäuregehalt dem von eisenarmen nachsteht (4 % Rohrzucker, 0,025 % $NH_4H_2PO_4$, 0,015 % $MgSO_4$, 0,005 % KH_2PO_4, Kulturen à 25 ccm bei 30° Temp.). Eine Fe-freie Kultur zeigte nach zehn Tagen reichlich Oxalsäure (es wurden gefällt: 0,064 g Ca-Oxalat). Eine Kultur, welche 0,005 % Fe_2Cl_6 enthielt, zeigte wenig Oxalsäure (0,002 g Ca-Oxalat), eine Ferrosulfatkultur (0,005 %) schliesslich 0,013 g Ca-Oxalat. Es könnte nun entweder eine directe Wirkung des Eisens sein, dass der Zucker vollkommener verbrannt wird, entweder eine Wirkung auf den Pilz oder auf die Oxalsäure. Doch wäre auch nicht zu vergessen, dass vielleicht bei Eisensalzzugabe die Basis vom Pilz gespeichert, in organischer Form gebunden, so Mineralsäure frei wird und diese die Oxalsäureansammlung hindert. — Gerade hier wäre auch ein Vergleich mit gelüfteten Kulturen dringend nothwendig.

Die Erfahrungen Raulin's brachten mich schliesslich auf den Gedanken, noch einen Ersatz des Eisens durch Zink zu versuchen. Das Resultat war, dass eine Zinkzugabe zwar das Trockengewicht gegenüber Fe-armen Kulturen fördert, die Sporenbildung jedoch beeinträchtigt. Man könnte eventuell von einer theilweisen Vertretbarkeit sprechen. Die Frage der Vertretbarkeit des Eisens durch verwandte Metalle hat bekanntlich Molisch[3]) mit negativen Resultaten neuerdings auch behandelt. Doch wird auffallen, dass häufig in diesen Versuchen der Zusatz der zu prüfenden Metalle das Erntegewicht stark drückte im Verhältniss zu den Kulturen, die frei von Fe, Mn, Co etc. waren (cf. l. c., p. 11: $CoSO_4$-Versuche). Geringere Concentrationen wären vielleicht am Platze gewesen und hätten womöglich eine Förderung ergeben; doch wollen wir hier nicht zuviel bekritteln, denn

1) l. c., p. 417 ff.

2) Hier ist z. B. ein Fall vorhanden, wo gleiche Eisenmengen bei verschiedener N-Quelle verschieden wirken.

3) l. c. (mineralische Nahrung der niederen Pilze), S. 9 ff.

das macht einen schlechten Eindruck, wenn man nicht viel Positives an die Stelle setzen kann.

Am Ende unserer Betrachtungen angelangt, werfen wir noch einen kurzen Blick auf die Metalloide der Pflanzenasche. Bezüglich dieser weisen bekanntlich alle Pflanzen das Gemeinsame auf, dass sie des Schwefels[1]) und des Phosphors benöthigen. Was speciell Pilzkulturen anlangt, so wurde der Einfluss eines wechselnden Phosphorgehaltes auf die Gährung u. a. auch von Loew[2]) untersucht. Dies Element ist übrigens, wie ein eigener Versuch ergab, leicht auszuschliessen, ich glaube auch, dass Unterschiede in mineralhaltigen und mineralfreien Lösungen in solchen Studien, in denen keine absolut reinen Stoffe zur Verwendung kamen, in erster Linie auf dem P-Gehalt bezw. -Mangel beruhten, während K, Mg, Fe und S wohl häufig selbst dann, wenn sie nicht hinzugefügt wurden, in hinreichender Menge als Verunreinigungen der Kohlenstoffquelle u. s. w. vorhanden waren.

Interessanter wohl wäre noch, Kulturen mit verschiedenem Schwefelgehalt zu untersuchen. Bekanntlich ist der Ausschluss dieses Elementes noch nicht gelungen. Ad. Mayer[3]) „bemühte sich wiederholt, das Bedürfniss des Bierhefepilzes an Schwefel zu discutiren", doch gelang es nie, dies Element aus dem Zucker vollständig zu entfernen. Auch Loew[4]) versuchte den Ausschluss des Schwefels vergebens.

Exacte Versuche über die Vertretbarkeit verwandter Metalloide untereinander liegen kaum vor. Vielleicht würde es sich lohnen zu untersuchen, ob Sulfate durch Selenate ersetzt werden können[5]).

---

1) Für niedere Pflanzen noch nicht sicher erwiesen.

2) Nägeli, Botan. Mittheil., III, p. 480.

3) Ad. Mayer, Lehrb. d. Agrikulturchemie, 4. Aufl., I, p. 262, Anm.

4) Nägeli, l. c., p. 484.

5) Erst nach Abschluss des Manuscriptes kam mir zu Gesicht:
C. Wehmer, Beiträge z. Kenntniss einheimischer Pilze II. Jena 1895.
Idem: Zur Frage nach dem Werth der einzelnen Mineralsubstanz für Pilze. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., 1895, Heft 6, p. 257.
Die vielfach den meinem widersprechenden Resultate Wehmer's zwingen mich, darauf hinzuweisen, dass die meinen an Kulturen von relativ kurzer Dauer gewonnen wurden; um nicht doctrinär zu sein, will ich sie vorläufig auf solche beschränken; ich hoffe, demnächst darauf zurückzukommen.

Inhalt

des vorliegenden 3. Heftes, Band XXVIII.

Ueber die Einwirkung der Kohlensäure auf das Protoplasma der lebenden Pflanzenzelle.

Von

Giuseppe Lopriore.

Mit Tafel VI u. VII und 3 Textfiguren.

Historisches.

Die Beziehungen der Kohlensäure zu den Assimilationsvorgängen im chlorophyllführenden Plasma sind wiederholt zum Gegenstand wichtiger Forschungen gemacht worden, nicht nur nach der qualitativen, sondern auch nach der quantitativen Seite hin. Eine Reihe hervorragender Arbeiten befasst sich ausschliesslich mit der Erörterung der Abhängigkeit, welche zwischen der Assimilationsgrösse und dem Gehalte der die Assimilation unterhaltenden Atmosphäre an Kohlensäure besteht. Dagegen ist die Einwirkung der Kohlensäure in verschiedenen Concentrationsgraden auf das Protoplasma lebender Pflanzenzellen bei Ausschluss der Chlorophyllfunction noch nicht mit genügender Sorgfalt untersucht worden. Ich unternahm es daher auf den Rath des Herrn Professor Kny, eine Reihe von Untersuchungen in dieser Richtung auszuführen.

Bevor ich die Resultate der im pflanzenphysiologischen Institut der kgl. Universität zu Berlin angestellten Versuchsreihen vorführe, wird es sich empfehlen, eine kurze historische Uebersicht über die Arbeiten vorauszuschicken, welche zu dem von mir behandelten Gebiet in Beziehung stehen.

Schon Ingenhousz[1]) war es bekannt, dass Pflanzen in

---

1) Ingenhousz, Versuche mit Pflanzen, übers. von Scherr, 1786. Citirt nach John.

denjenigen Luftarten absterben, welche zur Unterhaltung des thierischen Lebens untauglich sind, und dass auch die reine Kohlensäure zu diesen Luftarten gehört. Er suchte zugleich den Nachweis zu erbringen, dass alle Nahrungsstoffe und folglich auch die Kohlensäure im Uebermaass sowohl Thieren als Pflanzen nachtheilig sind.

De Saussure[1]) liess gekeimte Erbsen gleichzeitig unter acht mit Wasser abgesperrten Recipienten vegetiren und zwar so, dass nur die Wurzeln in das Wasser eintauchten. In jedem Apparate variirte die Zusammensetzung der Atmosphäre, und zwar bestand sie aus reiner Kohlensäure, reiner Luft oder Luft, die $^1/_{12}$, $^1/_8$, $^1/_4$, $^1/_2$, $^2/_3$, $^3/_4$ ihres Volumens Kohlensäure enthielt. Die Apparate wurden täglich 5—6 Stunden den directen Sonnenstrahlen ausgesetzt. — Gleichzeitig wurden acht ähnliche Apparate beständig im schwachen diffusen Lichte gehalten. Es stellte sich heraus, dass die Erbsen im Schatten schon in einer 8 Vol.-Proc. Kohlensäure enthaltenden Luft kümmerlich fortwuchsen, dagegen schienen dieselben bei 50 Vol.-Proc. Kohlensäure in der Sonne besser fortzukommen.

John[2]) brachte drei in Wasser angequollene Erbsen in ein geschlossenes Glas, welches mit Kohlensäure gefüllt war und so viel Wasser enthielt, dass die Erbsen $^1/_4$ ihres Durchmessers darin eintauchten und setzte das Glas der Wirkung des Tageslichtes aus. — Nach vier Wochen zeigten die Samen keine Keimung. Das Glas wurde dann geöffnet und die Atmosphäre in demselben untersucht. John fand dabei, dass die eingeschlossene Luft einen höchst starken weinartigen Geruch angenommen hatte, und dass selbst das Wasser „weinicht" schmeckte. Derselbe Versuch wurde mit einem Volumen Kohlensäure und zwei Volumina atmosphärischer Luft wiederholt und das Glas dem Lichte ausgesetzt. Am dritten Tage zeigte sich der erste Keim. Nach zwei Wochen liess sich keine Spur von Zunahme an demselben wahrnehmen, und auch nachdem das Glas geöffnet und die Erbsen der Luft ausgesetzt worden waren, machte die Keimung keinen Fortschritt. Es war Fäulniss eingetreten.

1) De Saussure, Recherches chimiques sur la végétation, Paris 1804, p. 29-34.

2) John, Ueber die Ernährung der Pflanzen. (Gekrönte Preisschrift), Berlin 1819, p. 282.

Aus diesen Versuchen zog John den Schluss, dass die Kohlensäure den Embryo im Samen tödtet, dass Samen in Kohlensäure nur dann zu keimen vermögen, wenn eine ungleich grössere Menge atmosphärischer Luft vorhanden ist, und dass der kaum hervorgetretene Keim durch die Kohlensäure getödtet wird. Bemerkenswerth ist dabei die Annahme John's, dass sich in diesen Versuchen Weingeist gebildet habe, dem John die Abtödtung der Keime zuschreibt. Er zieht aus den Versuchen den Schluss, dass die Kohlensäure keinen Nahrungswerth für die Vegetation habe, da sie den Keim tödte, selbst nachdem seine Fortentwickelung begonnen hatte.

Auch Davy[1]) hat beobachtet, dass Pflanzen, welche in einer Luft, die $^{1}/_{3}$—$^{1}/_{2}$ ihres Volumens Kohlensäure enthält, eine kümmerliche Vegetation zeigen.

Kabsch[2]), der die Einwirkung der Kohlensäure und anderer Gase auf die Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche untersuchte, fand, dass in einer Atmosphäre von reiner Kohlensäure die Empfindlichkeit der Staubfäden von *Berberis*-Arten gegen mechanischen Reiz fast momentan aufhörte. Aus dem Apparate herausgenommen, wurden die Staubfäden wieder reizbar, bereits nach wenigen Minuten, wenn ihre Anwesenheit in der Kohlensäure nur kurze Zeit, vielleicht 5—10 Minuten gedauert hatte; dagegen konnte erst nach Verlauf von einigen Stunden der Eintritt der Reizbarkeit beobachtet werden, wenn die Blüthen längere Zeit, 3—4 Stunden, sich in der Kohlensäure befunden hatten. Nach längerem Verweilen in der Kohlensäure (6—12 Stunden) war die Empfindlichkeit nicht gänzlich geschwunden. So lange die Pflanze überhaupt lebensthätig blieb, zeigte sich, wenn auch erst nach Stunden, der Wiedereintritt der Reizbarkeit, falls die Pflanze der Einwirkung der atmosphärischen Luft wieder ausgesetzt worden war.

Geringere Mengen von Kohlensäure (30—40 %), mit atmosphärischer Luft gemischt, waren ohne Einfluss auf die Reizbarkeit der Staubfäden; ein grösserer Gehalt jedoch bewirkte ein

---

1) Davy, Elements of Agricultural Chemistry, 1821, 3. Aufl., p. 205.

2) Kabsch, Ueber die Einwirkung verschiedener Gase auf die Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche. Botan. Zeitung, 1862, p. 341.

Schwinden der Reizbarkeit. Diese trat fast momentan wieder auf, sobald die Pflanzen aus dem Apparate herausgenommen wurden.

Die Blüthenzweige von *Berberis* hielten sich in einer Atmosphäre von reiner Kohlensäure verhältnissmässig sehr lange unverändert; selbst nach 2—3 Tagen konnte an ihnen keine wesentliche Veränderung äusserlich wahrgenommen werden. Die dann aus der Kohlensäureatmosphäre herausgenommenen und in Wasser gesetzten Zweige verhielten sich vollkommen normal, entwickelten Knospen, Blüthen etc. Ein längeres Verweilen in der Kohlensäure vermochten die Blüthen jedoch nicht zu ertragen, ohne ein kränkelndes Aussehen zu erhalten.

Kabsch stellte auch Versuche an, um die Schlafbewegungen an den Blättern von *Oxalis Acetosella* und *O. corniculata* zu untersuchen. Dabei fand er, dass die Pflanzen in einer Kohlensäureatmosphäre keine Schlafbewegungen zeigen. Vier bis fünf Tage konnten die Blätter von *Oxalis* in der Kohlensäure aufbewahrt werden, ohne irgend eine Veränderung äusserlich zu zeigen. Am ersten Tage wurden die Blattstiele etwas schlaff, und die Blättchen senkten sich ein wenig; doch schon am zweiten Tage hatten sie sich vollkommen der Kohlensäureatmosphäre accommodirt und hatten ein ganz normales Aussehen angenommen. Wurden die Blätter von *Oxalis* aus der Kohlensäure wieder in die atmosphärische Luft gebracht, so zeigten sie ebenfalls keine Schlafbewegungen. Erst nach drei Tagen hatten sich die Blätter so weit erholt, dass sie zum grössten Theil wieder die bekannten Tag- und Nachtstellungen annahmen.

Kühne[1]) setzte die Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica* einem Kohlensäurestrom aus und fand, dass die Plasmaströmung nach 45 Minuten überall erloschen war. Wurden die Fäden wieder in atmosphärische Luft gebracht, so fingen nach 15 bis 20 Minuten die Körnchen des Protoplasmas wieder an sich zu regen. Das Zucken und Ziehen der Körnchen leitete die immer deutlicher werdende Strömung ein, die nach zehn Minuten vollkommen ausgebildet war und sich noch nach 18 Stunden vorfand.

---

1) Kühne, Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität, Leipzig 1864, p. 106.

Das durch Einwirkung der Kohlensäure bewegungslos gewordene Protoplasma hatte seine Contractilität nicht eingebüsst, denn einzelne Inductionsschläge verursachten immer noch die Bildung kugeliger Ballen und schienen gerade hier den Wiederbeginn der Strömung zu beschleunigen.

Wie vorauszusehen, darf die Kohlensäure nicht zu lange einwirken. *Tradescantia*-Haare, welche 24 Stunden in Kohlensäure gelegen hatten, enthielten nur coagulirtes, sammt dem Kern blaugrün gefärbtes Protoplasma, auf welches auch Inductionsschläge keinen Einfluss mehr ausübten.

Kühne ist der Meinung, dass der Stillstand nicht von der Kohlensäure als solcher herrührt, sondern durch das Fehlen des Sauerstoffes bewirkt wird.

Boussingault[1]) setzte Kirschlorbeerblätter und verschiedene andere Blätter in reine Kohlensäure und in Mischungen von Kohlensäure mit verschiedenen indifferenten Gasen dem Einfluss des Sonnenlichtes aus und fand dabei, dass die Assimilation in reiner Kohlensäure bei gewöhnlichem Luftdruck nicht ganz verhindert, sondern nur stark gehemmt wird, wie schon Grischow[2]) bemerkt hatte. Eine solche Hemmung ist aber keine Folge des Mangels an Sauerstoff, sondern sie rührt von dem zu starken partiären Druck der Kohlensäure her. Da die Blätter ausserdem gleich nach ihrem Einbringen in Kohlensäure beleuchtet wurden, so schufen sie sich durch die Sauerstoffproduction eine mehr und mehr für die Assimilationsthätigkeit geeignete Luft.

Wurde die Kohlensäure mit anderen Gasen gemischt oder ihr Druck vermindert, so war die Thätigkeit der Blätter eine lebhaftere.

Pfeffer[3]) stellte sich in seinen Untersuchungen über „die Wirkung des farbigen Lichtes auf die Zersetzung der Kohlensäure in Pflanzen“ die Frage, „ob gleiche Mengen Kohlensäure zersetzt werden, wenn der Luft 1 oder 12 % dieses Gases bei-

---

1) Boussingault, Agronomie, chimie agricole et physiologie, 1868, tome 4, p. 269.

2) Grischow, Untersuchungen über die Athmung, 1819, p. 53.

3) Pfeffer, Die Wirkung farbigen Lichtes auf die Zersetzung der Kohlensäure in Pflanzen. Arb. d. botan. Inst. zu Würzburg, 1. Heft, 1871, p. 33.

gemengt sind". Die von ihm mit Blättern von *Prunus Laurocerasus* angestellten Versuche zeigten, dass eine Steigerung des Kohlensäuregehaltes der Luft von 8 auf 16 % ohne merklichen Einfluss auf die Sauerstoffausscheidung der Blätter ist.

Godlewski[1]) trat dieser Frage näher, indem er sich die Aufgabe stellte, das Optimum des Kohlensäuregehaltes für die Assimilation zu bestimmen. Aus seinen Untersuchungen ging hervor, dass die Intensität der Kohlensäurezerlegung und der Sauerstoffausscheidung innerhalb gewisser Grenzen vom Kohlensäuregehalt der Luft abhängig ist und dass über diese Grenze hinaus der Kohlensäuregehalt mehr oder weniger schädlich ist. Das Optimum liegt für verschiedene Pflanzen verschieden hoch und schwankt zwischen 5 und 10 % Kohlensäure; ferner fällt es bei verschiedener Beleuchtung ungleich aus und wird bei gesteigerter Assimilationsthätigkeit erst bei einem etwas höheren Kohlensäuregehalt der Luft erreicht.

Die Versuche Godlewski's beschränkten sich auf kurze Zeit und lassen die Frage unentschieden, ob eine in kohlensäurereicherer Luft wachsende Pflanze ein grösseres Trockengewicht erlangt als eine in gewöhnlicher Luft befindliche Controlpflanze.

Diese Frage, die später von de Vries[2]) verfolgt wurde, wird auch durch die Untersuchungen Schützenberger's in bejahendem Sinne entschieden.

Schützenberger[3]) giebt auf Grund von Versuchen mit *Elodea* für Wasserpflanzen an, dass die Kohlensäurezerlegung am ausgiebigsten in einem Wasser gefunden wurde, welches nur 5—10 % der zur vollen Sättigung benöthigten Kohlensäuremenge enthielt.

Boehm[4]) stellte eine Reihe von Versuchen über das Ergrünen vergeilter Pflanzen und das Keimen von Samen in

---

1) Godlewski, Abhängigkeit der Sauerstoffausscheidung der Blätter von dem Kohlensäuregehalt der Luft. Arb. d. botan. Inst. zu Würzburg, 1873, p. 243.

2) De Vries, Beiträge zur speciellen Physiologie landwirthschaftlicher Kulturpflanzen. Wachsthumsgeschichte der Zuckerrübe. Landw. Jahrbücher, VIII. Band, 1879, p. 428.

3) Schützenberger, Comptes rendus, 1873, tome 77, p. 272.

4) Boehm, Sitzungsberichte d. Wiener Akad., 24. Juli 1873, p. 300.

Atmosphären von bestimmtem Kohlensäuregehalte an, welche zu dem Resultate führten, dass in einer Luft, der nur 2 % Kohlensäure beigemischt sind, die Chlorophyllbildung bedeutend verlangsamt wird und in einer 20 % Kohlensäure reichen Atmosphäre, je nach der Pflanzenart, ganz oder grösstentheils unterbleibt. Das Unterbleiben der Chlorophyllbildung in diesen Fällen — so fasst Frank[1]) die Erscheinung auf — ist wohl auch nicht als eine directe, sondern erst als eine secundäre Wirkung des Kohlensäurereichthums zu betrachten, indem derselbe augenscheinlich überhaupt störend auf das Leben einwirkt, schon weil dadurch die Partiärpressung des Sauerstoffes in einem für die Pflanzen schädlichen Grade vermindert wird (l. c., p. 306).

In gleicher Weise wird durch grössere oder geringere Mengen von Kohlensäure das Keimen der Samen mehr oder weniger verlangsamt. Bohnen, welche während acht Tagen in einer zur Hälfte aus Kohlensäure bestehenden Luft aufbewahrt wurden, zeigten nach dieser Zeit keinen Beginn einer Keimung und entwickelten sich dann in atmosphärischer Luft in ganz normaler Weise. Auch für das Wachsthum und die Länge der Wurzeln und der Stengel wurde je nach dem Kohlensäuregehalte der Luft eine verschiedene Abstufung erzielt.

Brefeld[2]) fand bei seinen Untersuchungen über die Alkoholgährung, dass die Hefe noch in Kohlensäure zu wachsen vermag, welche weniger als $^1/_{6000}$ des Volumens freien Sauerstoffes enthält.

Giglioli[3]) stellte fest, dass Samen von Weizen, *Cynara Cardunculus*, *Vicia narbonensis* und *Phaseolus Gonospermum* in Kohlensäure wahrscheinlich ebenso lange als in atmosphärischer Luft ihre Keimfähigkeit zu erhalten vermögen, wenn sie sich im wasserarmen, nicht gequollenen Ruhezustande befinden. Sie werden dagegen sehr schnell getödtet, wenn sie feucht der Kohlensäurewirkung ausgesetzt werden.

---

1) Frank, Krankheiten der Pflanzen, 2. Aufl., I. Band, p. 307.

2) Brefeld, Untersuchungen über die Alkoholgährung. Arb. d. botan. Inst. zu Würzburg, 4. Heft, 1874, p. 517.

3) Giglioli, Resistenza dei semi, e specialmente dei semi di medica, all' azione prolungata di agenti chimici, gassosi e liquidi. Gazzetta chimica italiana, Vol. IX, 1879, p. 477—478.

Claude Bernard[1]) giebt an, dass Kressesamen in Atmosphären nicht zu keimen vermochten, welche $^1/_6$ ihres Volumens Kohlenoxyd oder Kohlensäure enthielten. Wurden die Samen aus diesen Atmosphären entnommen und der atmosphärischen Luft ausgesetzt, so keimten sie in normaler Weise aus.

Mit diesen Resultaten stimmen die Limossier's[2]) nicht ganz überein. Dieser Forscher meint auf Grund von Untersuchungen festgestellt zu haben, dass ein geringer Kohlensäuregehalt (bis 10 %) die Keimung von Samen verzögert, und dass von 10 % an die Zahl der keimenden Samen um so kleiner wird, je höher der Kohlensäuregehalt steigt, dass aber die Keimfähigkeit erst bei höherem Kohlensäuregehalt unterdrückt ist. Der als Gift wirkende Kohlensäuregehalt ist je nach der Art der Samen verschieden. In einer Atmosphäre, die 36 % Kohlensäure, also mehr als das doppelte Verhältniss des von Bernard angegebenen Kohlensäuregehaltes, enthielt, vermochten Lattichsamen immer noch zu keimen, während Kressesamen nicht mehr keimten.

Foth[3]) fand, dass „die Kohlensäure, wie andere Säuren, auf die Vermehrungsthätigkeit der Hefe einen stark hemmenden Einfluss ausübt"; und in Bezug auf die Arbeitsenergie der Hefe äusserte er sich dahin: „die Gährthätigkeit derselben wird durch die Kohlensäure auch in geringerem Maasse beeinträchtigt", ferner „sind die verschiedenen Heferassen gegen die Kohlensäure in verschiedenem Maasse widerstandsfähig".

Zu anderen Resultaten als Boehm gelangte Jentys[4]) betreffs der Einwirkung der Kohlensäure auf das Wachsthum der Pflanzen.

Jentys stellte seine Versuche derart an, dass Bohnen-, Lupinen-, Weizen- und Roggenpflanzen in Glastöpfen kultivirt

---

1) Claude Bernard, Leçons sur les effets des substances toxiques et médicamenteuses, Paris 1883, p. 200.

2) Limossier, A propos de l'action de l'oxide de carbone sur la germination. Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris, tome 108, p. 820.

3) Foth, Wochenschrift für Brauerei, 1889, Bd. VI, p. 279.

4) Jentys, Sur l'influence de la pression partiale de l'acide carbonique dans l'air souterrain sur la végétation. Extrait du Bulletin de l'Académie des sciences de Cracovie, Juillet 1892.

wurden, an deren Boden sich eine Oeffnung fand, wodurch mittelst eines Rohres atmosphärische Luft, bezw. atmosphärische Luft mit 4—12 % Kohlensäure in die Töpfe eingeleitet wurde. Die Wurzeln wuchsen so in einer mehr oder minder kohlensäurereichen Atmosphäre, während Stengel und Blätter sich in atmosphärischer Luft befanden.

Die Versuchsanstellung war von der Saussure's und Boehm's verschieden, bei welcher die ganze Pflanze sich in einer mit Kohlensäure bereicherten Atmosphäre eingeschlossen befand.

Bei diesen Versuchen von Jentys stellte es sich heraus, dass die Kohlensäure keine schädliche Einwirkung auf das Wachsthum der Pflanzen übte, wie dies bei den Versuchen Boehm's der Fall war. Dabei zeigten die verschiedenen Pflanzen eine verschiedene Widerstandsfähigkeit. Auffallend war der Unterschied zwischen den normalen und den in kohlensäurereicher Luft entwickelten Wurzeln der Bohnenpflanzen. Letztere waren kürzer, hatten nicht so viele Seitenwurzeln getrieben und erinnerten lebhaft an die büschelig hervorbrechenden Wurzeln der Gramineen.

Montemartini[1]) stellte Versuche an, um die Einwirkung von mit 4, 7 und 22 % Kohlensäure behafteter Luft auf in Glascylindern befindliche Pflänzchen von *Tropaeolum majus*, *Spinacia oleracea* und *Pisum sativum* zu untersuchen. Dabei fand der Verfasser, dass die *Spinacia*-Pflänzchen in einer 4 % Kohlensäure enthaltenden Luft am besten wuchsen, in 7 % Kohlensäure minder gut und in 22 % sehr kümmerlich. Die *Tropaeolum*-Pflänzchen gingen in den letzteren Atmosphären zu Grunde, vermochten aber in 4 % Kohlensäure weiter zu wachsen.

Von den Erbsenpflanzen hatten sich ebenfalls diejenigen am besten entwickelt, die sich in 4 % Kohlensäure befanden, minder gut diejenigen, die sich in 7 % Kohlensäure befanden und am schwächsten die letzteren in 22 % Kohlensäure.

Dabei hatte der höhere Kohlensäuregehalt tiefgreifende

1) Montemartini, Sull' influenza di atmosfere ricche di biossido di carbonio sopra lo sviluppo e la struttura delle foglie. Atti del R. Istituto botanico di Pavia, 1892.

Aenderungen in dem inneren Bau der in solchen Atmosphären sich entwickelnden Blätter hervorgerufen. Die Dicke der Zone des Palissadengewebes nimmt in Vergleich zu der des Schwammparenchyms bedeutend zu. Das Palissadengewebe wird in Folge der Verminderung des Intercellularsystems compacter, wobei die Zellen enger werden.

Kossowitsch[1]) hat gelegentlich seiner Untersuchungen über die Assimilation des freien Stickstoffs durch die Leguminosen beobachtet, dass eine Atmosphäre von 80 % Kohlensäure und 20 % Sauerstoff schädlich auf das Wurzelsystem einwirkt. Wenn Erbsenwurzeln nur zwei Tage in dieser Atmosphäre verweilten, so fingen die Pflanzen an welk zu werden und wuchsen nicht weiter. So bald aber die Kohlensäure aus dem abgeschlossenen Boden entfernt und dieser mit Luft durchtränkt wurde, erlangten die Erbsen ihre normale Turgescenz wieder. Wurde der Boden von einer Mischung von Wasserstoff und Sauerstoff durchströmt, so kränkelten die Pflanzen nicht.

Was die Einwirkung der Kohlensäure auf die Lebensthätigkeit der Mikroorganismen, speciell der Bakterien betrifft, so mögen hier nur die Resultate der Untersuchungen Fränkel's[2]) Erwähnung finden, der die früheren auf diesen Punkt gerichteten Arbeiten ausführlich berücksichtigt.

Fränkel fand, dass eine gewisse Anzahl bekannter Bakterienarten in reiner Kohlensäure in fast ebenso vollkommener Weise wie in gewöhnlicher Luft zu gedeihen vermag; andere sind zwar im Stande, sich in der Kohlensäure zu entwickeln, aber ihr Wachsthum ist doch schon ein mehr oder minder verzögertes und beschränktes; eine dritte Gruppe wächst unter gewöhnlichen Verhältnissen in der Kohlensäure überhaupt nicht, sondern lässt nur dann eine Entwickelung bemerken, wenn die Kulturen der Bruttemperatur ausgesetzt werden.

Die Mehrzahl der übrigen, namentlich viele saprophytische Arten, gedeihen in der Kohlensäure unter keinen Umständen,

---

1) Kossowitsch, Durch welche Organe nehmen die Leguminosen den freien Stickstoff auf? Botan. Zeitung 1892, p. 702.

2) Carl Fränkel, Die Einwirkung der Kohlensäure auf die Lebensthätigkeit der Mikroorganismen. Zeitschrift f. Hygiene, V. Band, 1889, p. 332.

werden durch dieselbe aber auch nicht abgetödtet, sondern beginnen mit der Entwickelung, sobald die Kohlensäure, selbst nach Verlauf längerer Zeit, wieder entfernt und durch die atmosphärische Luft ersetzt wird.

Einige bestimmte, daraufhin untersuchte Bakterien, darunter die wichtigsten pathogenen Arten, sterben in der Kohlensäure mehr oder minder vollständig ab; sie werden durch dieselbe vernichtet.

Trotz dieser entwickelungshemmenden, theilweise sogar keimtödtenden Wirkung der Kohlensäure, ist letztere nach Fränkel als fäulnisswidriges Mittel nicht zu verwerthen, denn eine Abschwächung pathogener Bakterien durch Kohlensäure kommt nicht zu Stande, und schon verhältnissmässig geringfügige Beimengungen gewöhnlicher Luft zur Kohlensäure erlauben selbst den gegen die Kohlensäure empfindlichsten Arten wieder eine ausgiebige Entwickelung.

Fränkel konnte ferner feststellen, dass die Kohlensäure für Rosahefe und schwarze Hefe ein entwickelungshemmendes, aber nicht abtödtendes Mittel darstellt. Im Gegensatz zu diesen Arten, welche zwar morphologisch zu den Sprosspilzen gehören, aber über die biologische Eigenschaft der echten Hefen, nämlich die Vergährung der Zuckerlösung in Alkohol und Kohlensäure nicht verfügen, gedeiht die Weissbierhefe in Kohlensäure sehr vortrefflich. Daraus zieht Fränkel den Schluss, dass die Kohlensäure nicht zu denjenigen Stoffwechselproducten zählt, welche schliesslich ihrer eigenen Entstehung hinderlich entgegentreten (l. c. p. 347).

Mit den Resultaten Fränkel's stimmen diejenigen Frankland's[1]) fast vollständig überein. Noch ein auffallendes Ergebniss geht aus den Versuchen dieses Forschers hervor, dass nämlich ein grosser Unterschied in der individuellen Widerstandsfähigkeit der einzelnen Organismen aus derselben Kultur herrscht und dass Zustände, die auf die Mehrzahl der Individuen schnell tödtlich einwirken, einen zäheren, widerstandsfähigeren Rest der Bakterien unverletzt lassen.

---

1) Percy F. Frankland, Ueber den Einfluss der Kohlensäure und anderer Gase auf die Entwickelungsfähigkeit der Mikroorganismen. Zeitschrift f. Hygiene, Bd. VI, 1889, p. 13.

Später hat d'Arsonval[1]) durch Versuche festgestellt, dass die Kohlensäure unter hohem Druck (45 Atm.) zu einem bakterientödtenden Mittel von grosser Bedeutung wird. Unter diesem Druck lässt sich eine Lösung durch Kohlensäure ebenso sterilisiren wie im Autoclaven. Wie zu erwarten war, ist die Widerstandsfähigkeit der Mikroben sehr verschieden; aber wenn man den Druck länger andauern lässt, und wenn man seine Wirksamkeit durch gleichzeitige Temperatursteigerung auf 40° erhöht, bei welcher Temperatur die Eiweissstoffe noch nicht coaguliren, so vermag nach d'Arsonval kein lebender Organismus die Kohlensäurewirkung zu überstehen. Indem man nun den Druck und die Dauer der Einwirkung in angemessener Weise variirt, lassen sich gewisse Kulturen abschwächen, in ihrer Entwickelung zurückhalten u. s. w.

Auch Bosio[2]) hat neuerdings festgestellt, dass die Kohlensäure bei dem Drucke, unter welchem sie bei den jetzt üblichen Bierdruckapparaten wirkt, dadurch zu einem vorzüglichen Mittel zur Erhaltung des Bieres wird, dass sie es gegen seine schlimmsten Feinde, *Mycoderma vini* und *M. aceti*, schützt. Gegen die Erreger putrider Gährungen, insbesondere gegen *Proteus vulgaris*, vermag die Kohlensäure das Bier nicht zu schützen.

Was die Einwirkung der Kohlensäure auf das Thierprotoplasma betrifft, so mag hier kurz erwähnt sein, dass wenige Kohlensäureprocente (1—10 %) die Athmungsthätigkeit bedeutend erhöhen, während ein höherer Kohlensäuregehalt betäubend und bei längerer Einwirkung von mindestens 25 % tödtlich wirkt.

Die in den Zellen durch den Athmungsprocess gebildete Kohlensäure muss stets entfernt werden und darf sich über eine gewisse Grenze hinaus nicht anhäufen, da sonst das Eindringen des Sauerstoffes erschwert und das Protoplasma durch die zunehmende Säuerung geschädigt wird[3]).

---

1) d'Arsonval, Emploi de l'acide carbonique liquefié pour la filtration et la stérilisation rapides des liquides organiques. Comptes rendus de l'Académie des sciences, tome 112, 1891, p. 667.

2) Bosio, Sulla conservazione della birra per mezzo dell' acido carbonico. Rivista d'igiene e sanità publica, Anno IV, 1893, p. 61.

3) Loew, Ein natürliches System der Giftwirkungen, München 1893, p. 104.

Die Einwirkung der Kohlensäure auf das Blut lässt sich chemisch etwas genauer definiren. Zuntz[1]) und Lehmann[2]) haben nämlich festgestellt, dass die Alkalescenz der Blutkörperchen abnimmt und die des Serums entsprechend zunimmt, wenn man Kohlensäure in grösseren Mengen dem Blute zufügt und es dann bei Luftabschluss in Serum und Blutkörperchenbrei trennt. Die Erklärung für dies Verhalten ist die, dass das vorher an diffusionsunfähige Bestandtheile der Blutkörperchen gebundene und dadurch an diesen festgehaltene Alkali durch seine Verwandlung in Carbonat diffusionsfähig geworden ist und nun ein neues Diffusionsgleichgewicht hergestellt wird.

Auf Grund von Diffusionsversuchen zwischen Serum und reinem Wasser, resp. wässerigen Alkalilösungen durch Schläuche von Pergamentpapier, fanden Loew und Zuntz[3]), dass die Kohlensäure die Spannung des Alkali im Serum erhöht, so dass eine Sodalösung, welche bei niedriger Kohlensäurespannung noch Alkali an das Serum abgab, bei der hohen in Gleichgewicht war oder noch Alkali aufnahm.

Aehnliche Versuche mit Blut und Blutkörperchenbrei zeigten, dass in dem letzteren eine noch grössere Menge Alkali im diffusionsfähigen Zustande enthalten ist und durch Kohlensäure frei gemacht werden kann. In den Blutkörperchen soll das Hämoglobin als eine solche durch Kohlensäure zersetzbare Verbindung am meisten in Betracht kommen.

Erst im Laufe meiner Untersuchungen erschien eine Arbeit von Demoor[4]) über die Unabhängigkeit der Functionen des Protoplasmas und des Kernes, wobei der Verfasser einige auch von mir behandelte Fragen bespricht.

Demoor untersuchte die Einwirkung verschiedener Gase, der Kälte und des luftleeren Raumes auf lebende Zellen, die er in Engelmann'schen Feuchtkammern unter dem Mikroskop fortgesetzt beobachtete.

1) Zuntz, Hermann's Handbuch der Physiologie, IV, 2.

2) Lehmann, Pflüger's Archiv, Bd. 58.

3) Loew und Zuntz, Ueber die Bindung der Alkalien in Serum und Blutkörperchen. Pflüger's Archiv Bd. 58, p. 511.

4) Demoor, Contribution à l'étude de la physiologie de la cellule. Archives de Biologie, tome XIII, 1894, p. 163.

Als Versuchsobjecte dienten Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica*, weisse Blutkörperchen, Plasmodien von *Chondrioderma difforme* und Chloroplastiden von *Funaria*-Blättern.

Was die Einwirkung der Kohlensäure in diesen Fällen betrifft, so fand Demoor, dass dieselbe die Plasmaströmung in den Staubfadenhaaren von *Tradescantia virginica* nach 3—6 Minuten zum Stillstand bringt, dass aber die Mitose sich regelmässig vollzieht und auch dann stattfindet, wenn die Plasmaströmung vollkommen sistirt ist. Im letzteren Falle bildet sich keine Zellmembran, doch vermag dieselbe sich zu bilden, sobald die Thätigkeit des Protoplasmas wieder sichtbar wird. Ferner sistirt die Kohlensäure die Thätigkeit der Chloroplastiden von *Funaria* und vermag die Leucocyten des Blutes nach 2—3 Stunden zu tödten.

Im Wasserstoff nimmt das Plasma eine körnige Beschaffenheit an und lässt nach 15—40 Minuten keine Bewegung mehr wahrnehmen. Der Sauerstoff treibt die Thätigkeit des Protoplasmas besonders an, indem er die Bewegungen beschleunigt.

Was die specielle Wirkung von Kohlensäure und Wasserstoff betrifft, so ist Demoor der Ansicht, dass beide die Athmung verhindern, indem sie den Sauerstoff entziehen und die Plasmabewegungen sistiren. Von beiden Gasen soll die Kohlensäure schädlicher als der Wasserstoff sein, erstens weil sie Sauerstoff entzieht, zweitens weil sie das Plasma vergiftet.

Nach einer ausführlichen Erörterung der wahrgenommenen Erscheinungen kommt der Verfasser zum Schluss, dass die Lebensthätigkeit des Protoplasmas von derjenigen des Kernes unabhängig ist und dass, während die erstere nur bei Anwesenheit des Sauerstoffes möglich ist, die des Kernes auch dann stattfinden kann, wenn die zum Lebensunterhalte des Protoplasmas nöthigen Bedingungen nicht vorhanden sind.

Ganz neuerdings hat Steinmetz[1]) Versuche angestellt, um festzustellen, ob die Kohlensäure, wie von Kolbe[2]) angegeben,

---

1) Steinmetz, Zur Frage der fäulnisswidrigen Eigenschaft der Kohlensäure. Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenkunde, XV. Band, 1894, p. 680.

2) Kolbe machte darauf aufmerksam, dass durch den Aufenthalt in mit Kohlensäure gefüllten Behältern frisches Ochsenfleisch bis fünf Wochen lang gegen Fäulniss geschützt werden könne, Hammelfleisch dagegen soll sich zu dieser Con-

zur Conservirung des Fleisches geeignet wäre. Dabei fand er, dass von einer wirklichen Conservirung nicht die Rede sein kann, da eine bedeutende Vermehrung der Fäulnissbakterien in der Kohlensäureatmosphäre stattfindet. Dagegen scheint durch den combinirten Einfluss der Kohlensäure und der Trockenheit der Fäulnissprocess etwas verlangsamt, der Eintritt der stinkenden Fäulniss gehemmt zu werden.

Aus der kurzen, vorstehenden Uebersicht geht vor Allem hervor, dass die Einwirkung der Kohlensäure auf das Protoplasma der grünen Pflanzen eine andere ist als auf das chlorophylllose Plasma der Hefen und Bakterien. Letztere vermögen im Vergleich zu den grünen Pflanzen einen sehr hohen Kohlensäuregehalt zu vertragen oder gar in fast reiner Kohlensäure zu leben; doch ist das Verhalten der verschiedenen Bakterienarten ein verschiedenes. Einige vermögen in reiner Kohlensäure fast ebenso gut wie in Luft zu gedeihen; andere zeigen in Kohlensäure ein beschränktes Wachsthum; eine dritte Gruppe lässt nur dann in Kohlensäure eine Entwickelung bemerken, wenn die Kulturen der Bruttemperatur ausgesetzt werden. Während die Kohlensäure unter gewöhnlichem Druck kein bakterientödtendes Mittel ist, vermag sie es jedoch zu werden, wenn man sie unter hohem Druck in Anwendung bringt.

Die Hefen verhalten sich der Kohlensäure gegenüber je nach den verschiedenen Arten verschieden. Nach Brefeld vermag die Hefe noch in Kohlensäure zu wachsen, die weniger als $^1/_{6000}$ ihres Volumens Sauerstoff enthält, und die man deshalb fast als rein ansehen kann. Nach Foth dagegen hat die Kohlensäure einen stark hemmenden Einfluss auf die Vermehrungsthätigkeit der Hefe.

Das Verhalten der Kohlensäure gegenüber den grünen Pflanzen bezieht sich in den ausgeführten Untersuchungen auf verschiedene Lebenserscheinungen, die hier am besten im Einzelnen zu betrachten sein werden.

Was zunächst die Keimung von Samen betrifft, so findet die-

servirung nicht eignen. Journal f. praktische Chemie, Bd XXVI. — Citirt auch von Fränkel.

selbe in reiner Kohlensäure nicht statt, denn letztere scheint den Embryo gequollener Samen zu tödten. Befinden sich die Samen in trockenem Zustande, so vermögen sie der Kohlensäurewirkung ebenso gut zu widerstehen, als wenn sie sich in Luft befänden.

In einer 50 % Kohlensäure enthaltenden Atmosphäre vermögen die Samen nicht zu keimen, ohne aber die Keimfähigkeit einzubüssen, denn sie keimen, sobald sie der Luft wieder ausgesetzt werden. Auch Keimlinge vermögen in diesem Gasgemische auszuhalten, wenn sie dem Sonnenlicht ausgesetzt, sterben dagegen in einer nur 8 % Kohlensäure enthaltenden Atmosphäre, wenn sie im Dunkel verweilen.

Was die Einwirkung der Kohlensäure auf die Kohlenstoffassimilation und Sauerstoffausscheidung betrifft, so geht aus den meisten Untersuchungen hervor, dass ein kleiner Kohlensäuregehalt (4—10 %) die Kohlenstoffassimilation befördert, ein höherer dagegen dieselbe hemmt oder gar eine Schädigung der Pflanze bewirkt. Da aber die Kohlenstoffassimilation von der Chlorophyllfunction abhängig ist, so mag hier noch auf den Umstand hingewiesen werden, dass, wenn junge Pflanzentheile noch nicht mit Chlorophyll versehen sind, sie wahrscheinlich den oben angegebenen Kohlensäuregehalt nicht zu vertragen vermögen; denn die Chlorophyllbildung wird nach Boehm in einer Luft mit 2 % Kohlensäure verlangsamt, in einer mit 20 % unterdrückt.

Was zuletzt die Wirkung der Kohlensäure auf die Bewegungserscheinungen betrifft, so schwindet die Empfindlichkeit derselben auch nach längerem Verweilen in der Kohlensäure (6—12 Stunden) nicht gänzlich. So lange die Pflanze überhaupt lebensthätig bleibt, zeigt sich der Eintritt der Reizbarkeit wieder, wenn die Pflanze der atmosphärischen Luft wieder ausgesetzt wird. Bei den Schlafbewegungen der *Oxalis*-Blätter ist sogar eine Accommodation derselben an die Kohlensäureatmosphäre möglich. Ein gleiches Verhalten zeigt sich für die Plasmaströmung. Die durch die Kohlensäure sistirte Plasmaströmung beginnt nach einiger Zeit wieder, wenn die Kohlensäure durch Luft ersetzt wird. Die Beweglichkeit des Protoplasmas wird also dadurch nicht eingebüsst, wenn die Kohlensäure nicht zu lange einwirkte.

Wie aus diesem Résumé ersichtlich, ist die Frage der Einwirkung der Kohlensäure auf das Protoplasma lebender Pflanzen-

zellen bei Ausschluss der Chlorophyllfunction nur beiläufig berührt. Es schien deshalb wünschenswerth, die Einwirkung der reinen Kohlensäure und der Gemenge von Kohlensäure und Sauerstoff in verschiedenen Verhältnissen auf die Lebensthätigkeit des chlorophylllosen Plasmas, insbesondere auf das Wachsthum lebender Pflanzenzellen genauer als bisher zu prüfen.

Methodisches.

Bereitung und Aufbewahrung der Gase.

Die Lösung der von mir angestrebten Aufgabe setzte die Anwendung von reinen Gasen voraus. Es musste deshalb die zu befolgende Methode der Gasbereitung und die Aufbewahrung der gewonnenen Gase einer sorgfältigen Prüfung unterworfen werden. Da die angestellten Versuche vornehmlich mit Kohlensäure und Sauerstoff durchgeführt wurden, so lenkte sich mein Augenmerk in erster Linie auf die Reindarstellung dieser. Nur nebenbei wurde auch Wasserstoff in Anwendung gebracht, um festzustellen, ob die Einwirkung von Kohlensäure auf das Protoplasma lediglich eine Folge der durch sie bedingten Sauerstoffentziehung ist, oder ob der Kohlensäure eine specifische Wirkung zukommt. Im ersteren Falle hätte die Ersetzung der Kohlensäure durch Wasserstoff die gleiche Wirkung hervorrufen müssen.

In der Mehrzahl der Fälle dürfte bei physiologischen Arbeiten die Kohlensäure nach dem bekannten Verfahren aus Marmor und Salzsäure mit Hilfe eines Kipp'schen Apparates hergestellt und nach Waschung mit Sodalösung und destillirtem Wasser den Versuchsobjecten selbst zugeführt worden sein. Es ist aber schon durch die Untersuchungen von Bunsen[1]) festgestellt, dass „wenn man vollkommen reine Kohlensäure anzuwenden hat, man dieselbe niemals durch Zersetzung eines kohlensauren Salzes mit Salzsäure oder Salpetersäure bereiten darf, weil sonst Spuren von diesen Säuren das Gas verunreinigen können“. In der That habe ich mich überzeugt, dass sorgfältig gewaschene Kohlensäure

1) Bunsen, Gasometrische Methoden, Braunschweig 1877, p. 99.

aus einem etwa 25 l fassenden Gasometer, in welchem 4—5 l Wasser belassen waren, noch Salzsäuredämpfe enthielt. Zum Nachweise derselben wurde ein Strom Kohlensäure langsam durch eine mit verdünnter Silbernitratlösung beschickte Waschflasche geleitet. In dieser entstand nach etwa 24 Stunden eine deutliche milchige Trübung durch Ausscheidung von Chlorsilber.

Ich wandte deshalb zunächst die von Bunsen empfohlene Methode an, Kreide im Kipp'schen Apparate mit conc. Schwefelsäure unter Beifügung einiger Tropfen Wasser zu übergiessen. Man erhält dann, wie Bunsen angiebt, „ein chemisch reines Product und zwar in einem lange anhaltenden, ruhig und gleichmässig entwickelten Strome“ [1]).

Nichtsdestoweniger habe ich bald von dieser Methode Abstand genommen, obwohl sie ausserordentlich reine Kohlensäure liefert. Zunächst erfordert die Füllung eines Gasometers mit etwa 20 l 5—8 Stunden, was um so unangenehmer ist, als bei meinen Versuchen wöchentlich die Gasometer mehrmals angefüllt werden mussten. Noch viel unangenehmer ist aber die Stetigkeit, mit welcher sich der Kohlensäurestrom bei Anwendung conc. Schwefelsäure entwickelt. Man hat hier gar kein Mittel, in praktisch geeigneter Weise der Kohlensäureproduction Einhalt zu thun. Die Kohlensäure sucht beim Abschluss des Kipp'schen Apparates in der bekannten Weise ihren Abzug durch den Apparat selbst. Da dies aber bei der schweren und syrupartigen Beschaffenheit der conc. Schwefelsäure mit heftigen und explosionsartigen Stössen geschieht, so läuft man Gefahr, dass die Sicherheitskugelröhren emporgeschnellt und zertrümmert und zugleich Schwefelsäuretropfen in weitem Bogen herausgeschleudert werden. Auf alle Fälle bleibt es unangenehm, mit grossen Mengen conc. Schwefelsäure zu arbeiten. Ueberdies lässt sich der aus der Kreide entstehende Gypsklumpen bei nothwendiger Neufüllung des Apparates nur schwer entfernen, insbesondere deshalb, weil die eingeschlossene conc. Schwefelsäure eine Spülung mit Wasser verbietet.

Es wurde deshalb in allen Fällen, wo absolut reine Kohlensäure erforderlich war, das zuerst von Schloesing und

1) Bunsen, l. c., p. 99.

Laurent[1]) für physiologische Arbeiten benutzte Verfahren angewandt, die Kohlensäure durch Erhitzen von doppeltkohlensaurem Kali zu gewinnen.

Die Methode ist leider sehr kostspielig, weil im günstigsten Falle nur die Hälfte der im Salze vorhandenen Kohlensäure in Freiheit gesetzt wird[2]). Ferner muss das Salz „chemisch rein" in Anwendung kommen; insbesondere muss es daraufhin geprüft werden, ob es etwa Ammoniak- und Nitratverbindungen enthält (es geschieht dies durch die bekannte Diphenylamin- und Kalilaugen-Probe). Am meisten vertheuert sich das Verfahren aber dadurch, dass die in Gebrauch genommenen Glasretorten bei der anzuwendenden hohen Temperatur von dem Salze stark angegriffen und selbst zum Schmelzen gebracht werden, besonders wenn das doppeltkohlensaure Kali in grobkörniger Form benutzt wird. Man gewinnt aber den nicht zu unterschätzenden Vortheil, dass die Füllung eines Gasometers mit etwa 20 l Kohlensäure höchstens zwei Stunden dauert und dass die Methode die Gewähr bietet, dass man es mit einem sehr reinen Gase zu thun hat, da bei der Zersetzung ausser dem nicht flüchtigen kohlensauren Kali und der Kohlensäure nur noch Wasser entsteht.

Von dem doppeltkohlensauren Kali wurden jedes Mal 250 bis 300 g in eine Retorte hineingethan, welche mittels eines zwei Mal unter Winkeln von 120° gebogenen Glasrohres mit dem Abflussrohre eines Gasometers so in luftdichte Verbindung gesetzt wurde, dass ihr Boden etwas oberhalb des Niveaus des mit etwa einem halben Liter Wasser beschickten Aufsatzgefässes des Gasometers sich befand.

Alle von mir gebrauchten Gasometer waren aus Glas gefertigt und trugen an ihrem Abflussrohre einen Dreiweghahn, welcher je nach der Stellung entweder a) die Verbindung des Aufsatzgefässes mit dem unterliegenden Gasbehälter oder b) des Aufsatzgefässes mit dem Abflussrohre oder c) des Gasbehälters mit dem Abflussrohre oder endlich d) des Aufsatzgefässes und des Gasbehälters mit dem Abflussrohre bewerkstelligt. Unter

1) Schloesing et Laurent, Recherches sur la fixation de l'azote libre par les plantes. Annales de l'Institut Pasteur, Février 1892, p. 76.

2) Der Process entspricht der Formel: $2\,KHCO_3 = K_2CO_3 + H_2O + CO_2$.

einem Winkel von 45° zu dem Abflussrohre eingestellt, schliesst der Hahn jede Verbindung ab. Sollte nun die Gasentwickelung beginnen, so wurde durch den Hahn die Verbindung des Aufsatzgefässes mit dem Abflussrohre des Gasometers und hiermit zugleich mit dem Zuleitungsrohre der Retorte hergestellt. Das in dem Aufsatzgefässe enthaltene Wasser stieg dann bis zu einer gewissen Höhe als Sperrflüssigkeit in das Zuleitungsrohr. Begann die Gasentwickelung, so verdrängte die Kohlensäure die Sperrflüssigkeit nach und nach und nahm ihren Weg durch dieselbe, um nach aussen hin zu entweichen. Erst wenn die Entwickelung energisch geworden war und man annehmen durfte, dass jede Spur Luft aus der Retorte ausgetrieben war, wurde der Hahn schleunigst um 180° gedreht und die Kohlensäure in den eigentlichen Gasbehälter gelassen, aus welchem sie das Wasser durch die untere Abflussöffnung desselben hinausdrängte. War das Gasometer angefüllt, so wurde die Kohlensäure durch Oeffnen des anderen Hahnes und Heruntersinken des im Aufsatzgefässe befindlichen ausgekochten Wassers comprimirt. Sie stand von nun an beständig unter dem Druck der durch das Niveau des Aufsatzgefässes bezeichneten Wassersäule.

Diese Methode der Gaseinführung bot im Vergleiche zu der üblichen, die Gase durch die untere Abflussöffnung des Gasometers einzuleiten, um sie durch die ganze Wassersäule desselben hinaufströmen zu lassen, den Vortheil, dass das Gas nicht mit einer so grossen Menge von Wasser in Berührung kam und nicht so viel von der im Wasser enthaltenen Luft aufnahm, auch wurde hierbei eine Sättigung des ausfliessenden Wassers mit den Gasen vermieden. In unserem Falle war die Methode um so vortheilhafter, als aus später zu erörternden Gründen dem Wasser eine Schicht Paraffinöl aufgelagert wurde. Leitet man in solchem Falle von unten her die Kohlensäure in das Gasometer, so schleudern die durch das Paraffinöl aufsteigenden Gasblasen das Oel so stark umher, dass man bald eine Emulsion von Wasser und Oel erhält, so dass der Abschluss durch die Oelschicht illusorisch wird.

Der grössere Theil der von mir gebrauchten Kohlensäure wurde auf diese Weise hergestellt. Erst bei den späteren Versuchen, bei welchen es sich um Anwendung von Gasgemischen

handelte, wurde von der Berliner Actien-Gesellschaft für Kohlensäure-Industrie bezogene flüssige Kohlensäure verwendet, welche unter Einschaltung eines Reducirventils aus der eisernen Flasche in die gläsernen Gasometer übergeführt wurde.

Genau nach derselben Methode wie Kohlensäure wurde Sauerstoff aus dem reinsten chlorsauren Kali durch Erhitzen desselben in einer Glasretorte hergestellt, unter den üblichen Cautelen in ein gläsernes Gasometer übergeführt und in demselben aufbewahrt.

Wasserstoff wurde anfänglich aus Zink und Schwefelsäure im Kipp'schen Apparat bereitet und dann durch Waschflaschen mit Bleiacetat und Kalilauge geleitet. Da nun der Kipp'sche Apparat keinen regelmässigen Strom liefert, auch die Anfüllung eines Gasometers zu lange dauert, so wurde comprimirter Wasserstoff aus der Fabrik des Dr. Theodor Elkan in Berlin in Anwendung gebracht. Derselbe enthält 4—5 % atmosphärische Luft, d. h. ungefähr 1 % Sauerstoff, welcher durch Pyrogallol-Kali entfernt werden kann.

Die von mir bevorzugte Anwendung der Gasometer ist bisher bei physiologischen Arbeiten nicht gehörig gewürdigt worden, obwohl sie mannigfache Vorzüge bietet. Erstens gestatten die Gasometer die Herstellung bestimmter Gasgemische, deren Mischungsverhältniss nach Belieben abgeändert werden kann. Zweitens liefern die im Gasometer vorräthig gehaltenen Gase bei geeigneter Versuchsanstellung einen regelmässigen, wenn nöthig, Tage lang gleichmässigen Gasstrom, dessen Geschwindigkeit zu bestimmen und zu verändern in der Hand des Experimentators steht. Insbesondere ist es möglich, einen Gasstrom plötzlich ganz zu unterbrechen und durch Einblasen von atmosphärischer Luft die Versuchsobjecte in den feuchten Kammern in kürzester Frist in normale Lebensbedingungen zu versetzen.

Bei meinen Versuchen standen mir fünf gläserne Gasometer von je 25 l Inhalt zur Verfügung. Dieselben wurden vor ihrer Verwendung sorgfältig auf ihre Dichtigkeit geprüft, eine Vorsichtsmassregel, welche, wie die Erfahrung lehrte, niemals unterlassen werden darf. Darauf wurde das grosse Gasometergefäss nach Halblitern calibrirt. Es wurde dies in der Weise ausgeführt, dass dem Gefässe zwei etwa fingerbreite Papierstreifen

aussen auf entgegengesetzten Seiten aufgeklebt wurden. Das mit Wasser von 15—20° völlig angefüllte Gasometer wurde dann genau horizontal aufgestellt und am unteren Abflussrohre je ein halbes Liter Wasser abgezogen. Die sich ergebende Niveaulinie wurde dann auf beiden Papierstreifen durch je einen Tuschestrich vermerkt. Dieses Calibriren ist für die Herstellung volumetrisch bestimmter Gasgemische unentbehrlich.

In einem der Gasometer wurde beständig Kohlensäure, in einem zweiten Sauerstoff und in einem dritten Wasserstoff aufbewahrt; die zwei übrigen wurden abwechselnd zur Herstellung der betreffenden Gasgemische benutzt.

Es scheint ein Leichtes zu sein, etwa ein Gasgemisch aus zwei Volumen Kohlensäure und einem Volumen Sauerstoff herzustellen, indem man aus einem Gasometer etwa 12 l Kohlensäure in das für die Mischung bestimmte überführt und dann aus dem Sauerstoffgasometer noch 6 l Sauerstoff in das Mischungsgasometer überleitet. Es stellte sich aber in der Praxis heraus, dass beim Ueberfüllen wegen des ungleichen Druckes in den verschiedenen Behältern ein Abmessen der Volumina mit Schwierigkeiten verknüpft war, die zu überwinden erst eine Reihe misslungener Versuche lehrte. Ich untersuchte sofort nach der Herstellung eines Gasgemisches zur Controle die Zusammensetzung desselben mit Hilfe eines Eudiometers. Zeigte dasselbe gleich nach der Herstellung des Gemisches das etwa gewünschte Verhältniss von zwei Volumina Kohlensäure zu einem Volumen Sauerstoff, so zeigte eine am nächsten Tage vorgenommene Bestimmung, dass jetzt das Gasgemisch wesentlich in seiner Zusammensetzung verändert war.

Die Erklärung für diese Erscheinung liegt natürlich in dem ungleichen Absorptionsvermögen des Wassers für die verschiedenen Gase, und der sich hieraus ergebende Unterschied in der Zusammensetzung des Gemisches steigt in dem Maasse, als man beim Verdrängen des Gases durch in das Gasometer einströmendes Wasser das Volumen dieses letzteren mit dem Gasverbrauche steigert. Es ist demnach theoretisch und praktisch absolut unmöglich, ein Gas von constanter Mischung in grösseren Quantitäten längere Zeit aufzubewahren. Das einzig Erreichbare war in den Versuchen, die Fehler auf ein Minimum herabzu-

drücken. Es wurde deshalb anfänglich versucht, nur ausgekochtes Wasser für die Nachfüllung der Gasometer zu verwenden, um immer ein gleiches Verhältniss der Absorptionscoefficienten als störenden Factor zu haben. Es erwies sich aber dies Verfahren als zu umständlich und in seinen Ergebnissen als nicht befriedigend. Nur in den Fällen, in welchen reine Kohlensäure zur Verwendung kommen sollte, wurde das zum Gasometerfüllen benutzte Wasser vorher ausgekocht, um es von absorbirter atmosphärischer Luft zu befreien, und dann wurde es in einem Gasometer längere Zeit mit Kohlensäure in Berührung belassen, um es mit diesem Gase völlig zu sättigen[1]).

Da sich nun die Anwendung von anderen gewöhnlich zu Absperrungen von Gasen benutzten Flüssigkeiten, besonders des Quecksilbers, aus naheliegenden Gründen verbot, so wurde mir von zwei Seiten der Rath ertheilt, als Sperrflüssigkeit Paraffinöl in Anwendung zu bringen. Untersuchungen über die Absorption von Gasen durch dasselbe liegen aber meines Wissens nirgends vor. Es zeigte sich nun bald in unseren Vorversuchen, dass das Paraffinöl Kohlensäure und Sauerstoff absorbirt, wenn auch die Absorptionsgrösse beträchtlich hinter der des Wassers zurückbleibt. Qualitativ liess sich das leicht dadurch nachweisen, dass mit Kohlensäure in Berührung belassenes Paraffinöl, mit Barytwasser zur Emulsion umgeschüttelt, eine Fällung von Baryumcarbonat bewirkte; die unter dem Paraffinöl sich absetzende wässerige Flüssigkeit blieb milchig getrübt. In analoger Weise lässt sich die Absorption von Sauerstoff durch Umschütteln von Paraffinöl mit Pyrogallol-Kali nachweisen. Um nun aber die quantitativen Verhältnisse beurtheilen zu können, wurden zwei 60 cm lange kalibrirte Eudiometerröhren mit Paraffinöl angefüllt und in eine derselben 30 ccm Kohlensäure, in die andere 30 ccm Sauerstoff eingeführt. Die offenen Enden der Eudiometerröhren tauchten in eine Wanne mit Paraffinöl. In kurzer Zeit absorbirte das Paraffinöl in dem einen Rohre 1 ccm Kohlensäure, dann schien ein Stillstand einzutreten. Jedoch zeigte sich, dass nach

---

1) Die Unterlassung dieser Vorsichtsmassregel führt zu erheblichen Fehlern, da man in dem Gasometer doch immerhin 5—10, wenn nicht mehr Liter Wasser mit dem Gase in Berührung stehen hat.

24 Stunden 3 ccm, nach 30 Tagen 23 ccm Kohlensäure absorbirt waren. Dagegen trat in dem zweiten Rohre bald nach dem Einführen des Sauerstoffes ebenfalls eine Absorption von 1 ccm desselben, nach 24 Stunden aber von nur $1^1/_2$ ccm, nach 30 Tagen von 4 ccm ein. Die Absorptionsfähigkeit des Paraffinöles für Kohlensäure würde also etwa sechs mal grösser als die für Sauerstoff sein. Für eine Bestimmung des Absorptionscoefficienten würden aber diese Versuche nicht genügen; es müsste ein von Kohlensäure und Sauerstoff freies Paraffinöl verwendet werden, und an der freien Oberfläche der in der Wanne befindlichen Flüssigkeit die Absorption unmöglich gemacht werden. Andererseits ergiebt sich, dass die Absorptionsgeschwindigkeit im Anfange für beide Gase nahezu die gleiche ist und dass die Unterschiede erst bei längerer Berührung der Gase mit der immerhin beträchtlich zähen Flüssigkeit in Betracht kommen. Es wurde deshalb in den einzelnen Versuchsreihen darauf geachtet, dass jedesmal das Gasgemisch von dem Wasser im Gasometer durch eine etwa 4 cm dicke Schicht von Paraffinöl getrennt wurde, dass aber jedes Gasgemisch, wenn möglich weniger als 24 Stunden, jedenfalls nicht erheblich länger zu einer Versuchsreihe benutzt wurde. Es änderte sich dann die Zusammensetzung des Gasgemisches freilich auch noch, doch sind die Aenderungen nicht sehr gross, denn das Gasgemisch ist nach 24 Stunden nur um 1—3% Sauerstoff reicher. Die eudiometrischen Bestimmungen stimmen übrigens nicht völlig in der Absorptionsgrösse mit den Ergebnissen der Eudiometerversuche mit den aus den Gasometern entnommenen Probemengen der Gasgemische überein. Die Erklärung ist zweifellos darin zu suchen, dass in den Eudiometern die Absorption unter negativem Druck, in den Gasometern aber unter positivem erfolgt, was auf die Absorptionsgeschwindigkeit nicht ohne Einfluss ist.

Es würde zu weit führen, wollte ich die Ergebnisse aller einzelnen, ausgeführten Analysen hier aufführen, um so mehr, da dieselben wegen des stets abnehmenden Druckes in den Gasometern, der Veränderlichkeit der Temperatur und des Barometerstandes nicht streng constant ausfielen, ausserdem sich nur auf meine unter besonderen Verhältnissen ausgeführten Versuche bezogen. Es mag hier nur erwähnt werden, dass der Unterschied

zwischen dem ursprünglichen und dem nach 24 Stunden bestehenden Verhältniss zwischen Kohlensäure und Sauerstoff um so kleiner wird, je näher das Paraffinöl seinem Sättigungspunkte durch beide Gase ist. Ist dieser Punkt erreicht und sorgt man noch dafür, dass der Gasometerdruck ein geringer ist, so bleibt das ursprüngliche Verhältniss auch ziemlich constant. — Eudiometrische Analysen ergaben in der That, dass Aenderungen in der procentischen Zusammensetzung während der Zeit des Gebrauches eines Gasometers (gewöhnlich 24 Stunden) in irgend erheblicher Weise nicht stattfanden.

Der geringe und annähernd constante Druck wurde durch Anwendung einer Art Mariotte'scher Flasche erreicht, welche über dem Aufsatzgefäss des Gasometers in umgekehrter Stellung mittels eines hölzernen Dreifusses in sicherer Lage gehalten wurde. Die etwa 8 l Wasser enthaltende Flasche trug ein bis zu ihrem Boden reichendes und ihrem Halse mittels eines Gummipfropfens luftdicht eingesetztes Rohr. Dasselbe ragte aus dem Flaschenhalse um eine Länge heraus, die ungefähr der Tiefe des Aufsatzgefässes des Gasometers entsprach. Das Ende dieses Rohres war schief abgeschnitten und tauchte in das im Aufsatzgefässe befindliche Wasser so ein, dass kein Abfluss des in der Flasche enthaltenen Wassers möglich war. Sobald aber das Wasserniveau im Aufsatzgefässe heruntersank und die untere Oeffnung des Rohres blossgelegt wurde, musste das im Rohr befindliche Wasser abfliessen und der atmosphärischen Luft freien Zutritt in die Flasche gestatten, bis durch das ausgeflossene Wasser ein Abschluss des offenen Endes wieder hergestellt war. Um nun das Ausfliessen des Wassers zu ermöglichen, trug das Rohr etwas oberhalb des Pfropfens eine kleine Oeffnung. Während das Wasser aus der Flasche durch diese ausfloss, stieg die entsprechende Luftmenge senkrecht durch die untere Rohröffnung nach oben, um über dem Wasser in der Flasche den benöthigten Luftdruck zu erzeugen. Es erwies sich diese Einrichtung von besonderem Werth, weil einmal, abgesehen von der ganz geringen Niveauänderung des Wassers im Aufsatzgefässe, welche vom Freiwerden bis zum Verschluss des Glasrohres dauerte (was etwa 1 cm Höhe ausmachte), der Druck im Gasometer constant blieb, und weil andererseits das stossweise Eindringen der Luft in die Flasche

und das Ausfliessen des Wassers aus derselben so gemildert wurde, dass der Apparat keine erheblichen Erschütterungen erfuhr.

Zur Anfüllung der Gasometer wurde destillirtes, ausgekochtes Wasser benutzt, um Kalkablagerungen an den Wänden des Gasometers und in den Hähnen zu vermeiden, bezw. um die Veränderung des Gasgemisches durch im zugeführten Wasser absorbirte und später aus ihm freiwerdende Luft zu verhindern. Das Wasser wurde jedes Mal mittels eines Hebers in das Aufsatzgefäss eingeführt, um das beim Eingiessen unvermeidliche Hineinwirbeln von zahlreichen Luftblasen zu umgehen. Das aus den Gasometern beim Einleiten der Gase verdrängte Wasser wurde in besonderen, für jedes Gasometer bestimmten Glasgefässen aufgefangen.

Das auf der Wasseroberfläche als trennende Schicht schwimmende Paraffinöl wurde ebenfalls vor der Einführung ausgekocht, um es von absorbirten Gasen frei zu machen, die etwa schädlich für die Versuchsobjecte sein konnten. Letztere Massregel erwies sich aber später als überflüssig; denn die Versuchsobjecte zeigten, auch wenn sie unmittelbar über Schichten von Paraffinöl wuchsen, keinerlei störende Beeinflussung.

Die Gasometerinhalte wurden stets unter einem gewissen Druck gehalten, damit kein Eindringen von atmosphärischer Luft in die eingeschlossenen Gase stattfände, falls irgend eine der Beobachtung entgangene Undichtigkeit der Gasometer vorhanden wäre. Endlich wurden die Aufsatzgefässe vor niederfallendem Staube durch Ueberbinden einer Kappe aus Pergamentpapier geschützt.

Die Gasometer wurden auch von Zeit zu Zeit mit verdünnter Salzsäure gereinigt und gespült, um das Wachsthum etwa sich ansiedelnder Algen zu verhüten, deren Lebensthätigkeit von Einfluss auf die Reinheit der Gase hätte sein können.

Kurz, es wurde weder Mühe noch Zeit gespart, um Fehler jeder Art nach Möglichkeit zu vermeiden oder zu vermindern. Da ich dieses Ziel erst nach längerer Erfahrung erreicht habe, so nehme ich nicht Anstand, die vorstehenden Mittheilungen ausführlicher zu bringen, als man es vielleicht für nothwendig erachten möchte.

Gasanalysen.

Die Gasanalysen wurden von mir angestellt, um erstens die Reinheit der hergestellten Gase zu prüfen, zweitens um das Verhältniss der gemischten Gase vor und nach dem jeweiligen Versuche zu bestimmen.

Zu diesem Zwecke benutzte ich kalibrirte Eudiometer von 60 cm Höhe, die mit Quecksilber unter Ausschluss adhärirender Luft angefüllt waren und in eine Quecksilberwanne tauchten.

Bei jeder Bestimmung wurde eine etwa 10—20 cm hohe Säule des zu analysirenden Gases mittels eines zweckmässig gebogenen und vorher mit Quecksilber angefüllten Verbindungsrohres aus dem Gasometer in das Eudiometerrohr geleitet.

Für die Bestimmung der Kohlensäure empfiehlt Bunsen (l. c., p. 92) das Einbringen in das Eudiometer „einer an einen Platindraht gegossenen Aetzkalikugel, die so wasserhaltig ist, dass sie noch Eindrücke vom Nagel annimmt, und die man zuvor an der Oberfläche mit etwas Wasser befeuchtet“. Da aber, wie Bunsen selber angiebt und wie ich mich auch überzeugen konnte, die Absorption der Kohlensäure durch solche Kugeln von Kalihydrat eine verhältnissmässig sehr lange Zeit erfordert, so wurde die Bestimmung der Kohlensäure „rascher, sicherer und mit gleicher Genauigkeit“ mit den von Bunsen selbst (l. c., p. 102) empfohlenen Lösungen von Natronhydrat vorgenommen, welche ich mittels einer mit zweckmässig gebogener Spitze versehenen Pipette in das Eudiometer aufsteigen liess.

Die 7% Natronhydrat enthaltende Lösung wurde nach den Angaben von Bunsen so bereitet, dass durch Kalk entwässerte Sodalösung titrirt und mit so viel Wasser versetzt wurde, bis die gewünschte Concentration von 7% erreicht war. Das specifische Gewicht einer solchen Lösung betrug dann 1,076 und wurde nach der von Carl Müller[1]) angegebenen Methode bebestimmt.

---

1) Carl Müller, Zur Praxis der Herstellung kleiner Mengen von Lösungen bestimmten spec. Gewichtes. Ber. d. Pharmaceut. Gesellsch., Jahrgang I, 1891, p. 247—254.

Die Bestimmung des Sauerstoffes erfolgte in üblicher Weise eudiometrisch mit Hilfe einer Lösung von Pyrogallol-Kali, welches nach den Angaben von Beilstein[1]) durch Auflösen von je 0,25 g Pyrogallol in 10 ccm Kalilauge (spec. Gewicht = 1,05) hergestellt worden war. Wie Beilstein selber angiebt, kann zuweilen hierbei etwas Kohlenoxyd entstehen, wenn reiner Sauerstoff absorbirt wird. Aus diesem Grunde lassen sich wirklich genaue Sauerstoffbestimmungen nicht anders als durch Verpuffen mit Wasserstoff machen. Da nun in meinen Versuchen oft Gemische von Kohlensäure und Sauerstoff Verwendung fanden, so war die alkalische Pyrogallollösung zugleich sehr geeignet, beide Gase zu absorbiren und auf das etwaige Vorhandensein von fremden Gasen, insbesondere von Stickstoff, zu prüfen.

Zur genaueren Bestimmung des Mischungsverhältnisses von Kohlensäure und Sauerstoff wurden in zwei möglichst gleiche, nebeneinander stehende Eudiometer gleiche Volumina des Gasgemisches eingeleitet. In dem einen Eudiometer wurde die Kohlensäure mit Natronhydrat, in dem anderen zuerst die Kohlensäure durch Kalihydrat bestimmt, was zugleich eine Controle für die erste Bestimmung war, dann dem Kalihydrat eine wässerige Lösung von Pyrogallol hinzugefügt, die mit ihm die für die Absorption des Sauerstoffes geeignete Lösung bildete und zur quantitativen Bestimmung des letzteren führte.

Während nun diese Eudiometerversuche über die Zusammensetzung der Gasgemische aus Kohlensäure und Sauerstoff, bezw. deren Verunreinigungen durch Stickstoff Aufschluss gaben, liessen sich dieselben nicht in denjenigen Fällen anwenden, in welchen es sich um den Nachweis von minimalen Mengen von Sauerstoff in Kohlensäure handelte, welche rein zur Anwendung kommen sollte.

Es gelingt nämlich niemals, Pyrogallol-Kali völlig farblos herzustellen, da sich dasselbe schon durch den von den Lösungsmitteln absorbirten Sauerstoff braun färbt. Es lassen sich daher Spuren von Sauerstoff in einem anderen Gase nicht einmal qualitativ durch dieses Mittel nachweisen.

---

1) Beilstein, Organische Chemie, II. Abth., p. 1360.

Da es aber nöthig war, bei der Anwendung von reiner Kohlensäure eine Gewähr dafür zu haben, dass dieselbe wirklich sauerstofffrei sei, oder falls die Herstellung so reiner Kohlensäure praktisch unerreichbar sein sollte, den Grad ihrer Verunreinigung mit Sicherheit feststellen zu können, so lag mir sehr daran, eine geeignete Methode in Erfahrung zu bringen. Eine solche liegt in dem von Schützenberger und Risler ausgearbeiteten Verfahren vor, welches auf seine Zuverlässigkeit von Tiemann und Preusse[1]) geprüft worden ist.

Das Verfahren beruht darin, dass indigweisssulfosaures Natrium durch Sauerstoff in indigblausulfosaures Natrium übergeht, eine Umwandlung, welche sich durch eine deutliche Bläuung der vorher hellgelben Flüssigkeit verräth. Das entstehende indigblausulfosaure Salz kann durch eine Lösung von hydroschwefligsaurem Natrium mit Leichtigkeit zu indigweisssulfosaurem Natrium reducirt werden, d. h. man kann die auftretende Bläuung wieder zum Verschwinden bringen.

Kommt es bloss auf eine annähernd genaue quantitative Bestimmung des Sauerstoffgehaltes eines Gases an, so leitet man das Gas langsam durch die als Indicator dienende Lösung und beobachtet die nach einer bestimmten Zeit eintretende Bläuung. Führt man nun unter Beobachtung möglichst gleicher Bedingungen denselben Versuch mit dem zu vergleichenden Gase aus, so wird eine stärkere bezw. schwächere Bläuung den Rückschluss auf eine stärkere bezw. schwächere Verunreinigung desselben durch Sauerstoff gestatten. Die Erfahrung leistet natürlich dem Beobachter die besten Dienste für eine schnelle Urtheilsgewinnung. Man kann dann auf die exact quantitative Bestimmung verzichten, bezüglich welcher auf die Darstellung von Tiemann und Preusse (l. c., p. 1768) verwiesen werden kann.

Die Versuche wurden von mir in der Weise angestellt, dass eine Lösung von indigblausulfosaurem Natrium in eine kleine dreihalsige Woulf'sche Flasche zu einer etwa 3 cm hohen Schicht eingefüllt wurde.

---

1) Tiemann und Preusse, Ueber die quantitative Bestimmung des in Wasser gelösten Sauerstoffes. Ber. d. deutsch. chem. Gesellsch., 1879, p. 1768.

Durch die eine Halsöffnung führte ein bis auf den Boden reichendes Glasrohr, durch welches die zu untersuchende Kohlensäure nach dem Durchgang durch die Versuchskammern in die Woulf'sche Flasche eingeleitet wurde. Durch die zweite Halsöffnung führte ein zweites Gasableitungsrohr von Glas in ein mit Wasser gefülltes Gefäss. Das Wasser diente als Sperrflüssigkeit, um den Eintritt von atmosphärischer Luft in die Woulf'sche Flasche zu verhindern. Durch die dritte (mittlere) Halsöffnung der Flasche ragte das Glasrohr eines sogenannten Scheidetrichters in die Lösung des indigblausulfosauren Natriums hinein. Das Gefäss des Scheidetrichters enthielt die Lösung des hydroschwefligsauren Natriums, welche dadurch gegen die Absorption von Sauerstoff aus der Atmosphäre geschützt war, dass die durch die Oeffnung des Trichters eintretende Luft erst ein kleines Waschgefäss mit Pyrogallol-Kali passiren musste. Es wurde dann zunächst ein kräftiger Strom von Kohlensäure durch den Apparat geschickt, um die in demselben enthaltene Atmosphäre durch Kohlensäure zu verdrängen, und sobald angenommen werden konnte, dass die sauerstoffführende Atmosphäre verdrängt worden war, wurde der Kohlensäurestrom so verlangsamt, wie er in der Versuchsanstellung gewöhnlich die feuchten Kammern durchfloss; dann wurde der Glashahn des Scheidetrichters geöffnet und allmählich so viel hydroschwefligsaures Natrium in die Woulf'sche Flasche eingeführt, bis die blaue Lösung in ihr entfärbt war. War die aus den feuchten Kammern kommende Kohlensäure sauerstofffrei, so trat in der Woulf'schen Flasche keine blaue Färbung wieder auf; enthielt dagegen die Kohlensäure Spuren von Sauerstoff, so trat je nachdem die Bläuung früher oder später wieder auf.

Gaskammern.

Die für die Versuche benutzten Gaskammern mussten zwei Anforderungen genügen. Die erste war ein luftdichter Abschluss, welcher eine Gewähr dafür bot, dass die durch die Kammern geleiteten Gase keinerlei Aenderung ihrer Reinheit bezw. ihres Gemisches durch Eindringen atmosphärischer Luft während der Versuchsdauer erlitten. Als zweites Erforderniss galt die Möglichkeit,

fortgesetzte mikroskopische Beobachtungen der Versuchsobjecte behufs Feststellung der sich an ihnen vollziehenden Veränderungen vornehmen zu können. Diesen Anforderungen entsprachen Gaskammern, welche vor 14 Jahren nach Angabe von Herrn Prof. Kny durch Herrn Mechaniker Fuess in Berlin angefertigt wurden und seither im pflanzenphysiologischen Institut der Universität in Gebrauch waren. Nach ihrem Muster wurden durch Herrn Mechaniker Himmler in Berlin eine grössere Anzahl neuer Kammern hergestellt.

Dieselben sind im Wesentlichen kreisrunde Dosen von starkem Messing. Sie wurden je nach dem Versuchsobject von zwei Grössen gebraucht. Die grossen haben einen Durchmesser von 38 mm und eine Höhe von 18 mm; die kleinen einen Durchmesser von 30 mm und eine Höhe von 12 mm (s. Fig. 1). Ihren Boden bildet eine planparallele, gut eingepasste und luftdicht angekittete Glasplatte. Die verticale Metallwand trägt an dem oberen Theile der Innenseite ein sorgfältig geschnittenes Gewinde, welches dazu bestimmt ist, einen Metalldeckel aufschrauben zu lassen, dessen Mitte durch ein geschliffenes, sorgfältig eingepasstes und mittels eines Lackringes gedichtetes Deckglas eingenommen wird. Der dem Deckglase als Rahmen dienende Deckeltheil überragt mit seinem zur leichteren Handhabung fein gerippten Rande die aufsteigende Kammerwand und trägt an seiner Unterseite eine die sichere Dichtung des aufgeschraubten Deckels bewirkende Lederscheibe, welche nach Bedürfniss von Zeit zu Zeit mit Paraffinöl benetzt wurde.

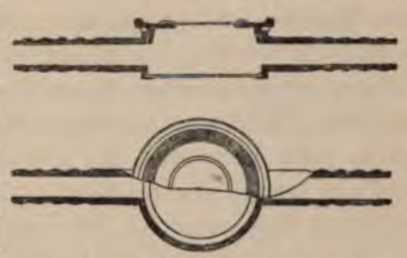


Fig. 1. ½ der natürlichen Grösse.

Zum Durchleiten der Gase dienen zwei etwa 6 cm lange, einander gegenüberstehende, mit Silber hart eingelöthete Messingröhren mit wellig geringelten Enden.

Die Beschickung der Kammern geschieht in der Weise, dass die Objecte in einem Flüssigkeitstropfen auf der Unterseite des Deckglases ausgebreitet werden, so dass man nach dem Aufschrauben des Deckels eine Kultur im hängenden Tropfen erzielt.

Um nun die Verdunstung des Tropfens zu verhindern, mithin die Kammer zu einer feuchten zu machen, wurde der Boden derselben mit einer Schicht destillirten, ausgekochten Wassers überdeckt. Ein Abfliessen desselben wird dadurch vermieden, dass die Ansatzröhren in geringer Höhe über dem Boden der Kammer angebracht sind.

Vor der Benutzung wurden die Kammern auf ihre Luftdichtigkeit in der Weise geprüft, dass das eine Ansatzrohr fest verschlossen, das andere mit einem U-förmigen Druckrohre verbunden wurde. Bei fest angezogenem Deckel ertrugen sie einen Ueberdruck von etwa einer Atmosphäre. Um eine etwaige Undichtigkeit leicht sichtbar zu machen, wurden die Kammern während der Prüfung unter Wasser gehalten.

In allen Versuchen wurde für die gleichmässige Beschickung der Kammern Sorge getragen. Beim Beginn jeder neuen Versuchsreihe wurden die Kammern sorgfältig gereinigt und von Neuem mit der gleichen Menge destillirten, ausgekochten Wassers versehen. Die angewendeten Gasgemenge erlitten zwar im Beginne jedes Versuches eine geringe Veränderung dadurch, dass das am Boden der Kammern befindliche Wasser die Gase absorbirte; doch schwand der schon Anfangs sehr geringe Fehler im weiteren Verlaufe des Versuches vollständig.

Jede Versuchsreihe umfasste drei hintereinander gereihte Gaskammern. Zwischen je zwei derselben war ein 10 cm langes Glasrohr eingeschaltet, dessen Enden mit denen der Ansatzröhren dicht aneinander stiessen und durch Gummischlauch unter sich und mit der Gasometerzuleitung verbunden wurden (siehe Taf. VI).

Zwischen der ersten Kammer und dem Gasometer wurde eine Waschflasche eingeschaltet, die etwas destillirtes, ausgekochtes Wasser enthielt, um den vom Gasstrom etwa mitgerissenen Staub aufzufangen und zugleich als Controle für das Durchströmen des Gases zu dienen. Der Pfropfen dieser Flasche war durch Einreiben mit Vaselin und Aufgiessen von Paraffin luftdicht verschlossen.

Da aber das destillirte Wasser durch Absorption das Verhältniss der Gasmischung nach längerer Zeit ändern kann, so

wurde bei genaueren Versuchen und bei denen, wo der Kohlensäuregehalt ein sehr geringer war, das Gasometer in directe Verbindung mit den Gaskammern mittels eines zweimal rechtwinkelig gebogenen Rohres gebracht. Dieses Zuleitungsrohr wurde an beiden Enden mit einem kleinen Bausche sterilisirter Watte versehen, welcher als Bakterienfilter diente und die Kulturen gegen das Eindringen von Verunreinigungen schützte.

Das Abflussrohr der letzten Kammer trug ein gebogenes Glasrohr mit ausgezogener Spitze, welche in eine mit Wasser gefüllte Glasschale tauchte. Hier konnte die Geschwindigkeit des Gasstromes an der Zahl der in der Zeiteinheit austretenden Gasblasen beurtheilt oder gewünschten Falles das austretende Gas behufs eudiometrischer Bestimmung aufgefangen werden.

Die Regulirung des Gasstromes wurde mittels einer Schraubenklemme erzielt, die sich an dem Abflussschlauche des Gasometers befand. Der ganze Apparat functionirte so vollkommen, dass beim Zuklemmen der letzten Schlauchverbindung der Strom zum Stillstand gebracht wurde.

Jeder Versuchsreihe mit einem bestimmten Gase oder einer bestimmten Gasmischung ging eine solche mit einem Strome atmosphärischer Luft parallel, so dass jede Versuchsreihe sechs Gaskammern erforderte, welche behufs völliger Uebereinstimmung aller sonstigen Factoren, wie Temperatur, Beleuchtung, Feuchtigkeit, die etwa abändernd auf die Resultate einwirken konnten, möglichst gleich beschickt und aufgestellt wurden.

Während des Versuches blieb jede Kammer dauernd auf dem Tische eines Mikroskopes stehen. Sie wurde dabei so aufgestellt, dass die Objecte fortgesetzt bei etwa 150facher Vergrösserung beobachtet werden konnten (es wurde gewöhnlich Seibert's Objectiv III mit Ocular I benutzt). Die Einrichtung der Kammern gestattete aber, auch stärkere Vergrösserung anzuwenden, wenn der hängende Tropfen nur eine sehr flache Schicht bildete (es konnte dann Seibert's Objectiv V mit etwa 300facher Vergrösserung Verwendung finden).

Waren alle erwähnten Vorsichtsmassregeln getroffen, und wurde der Gasstrom durch die Kammern geleitet, so verdrängte

derselbe nach und nach die Luft aus dem Innern derselben, durchtränkte sehr bald die Kulturtropfen und trieb die in denselben enthaltene Luft aus. Da nun die Versuchsobjecte in Folge ihrer Schwere die gewölbte untere Fläche des hängenden Tropfens eingenommen hatten, so kamen sie, wie es sich bald zeigte, mit dem Gasstrom sofort in Berührung.

Von besonderer Wichtigkeit ist die sichere Befestigung der Gaskammern auf dem Objecttisch, da sonst die wiederholt nothwendig werdenden Manipulationen des Anlegens und Abnehmens der Schlauchverbindung nach dem Gasometer hin zu höchst unangenehmen Störungen führen und die Einstellung eines ganz bestimmten Objectes zur Unmöglichkeit wird. Diese Unzuträglichkeit lässt sich durch Anwendung geeigneter Klammern vermeiden.

Die von mir benutzten, vom Mechaniker Himmler angefertigten Klammern aus Rothguss (siehe Fig. 2) sind so eingerichtet, dass sie in Form eines flachen Bügels *b* je ein Ansatzrohr der Kammer mit genügendem Spielraum übergreifen. Von dem Bügel aus wenden sich zwei starke, vierkantige Schenkel *s* senkrecht nach unten und tragen an ihrem unteren Ende je eine kräftige U-förmige Kralle *u*, welche die Kanten des Objecttisches umgreift. Durch die Mitte des Bügels führt eine Druckschraube *d* mit gerandetem Kopf, welche an ihrem unteren Ende einen drehbaren Metallsattel *m* trägt. Beim Anziehen der Schraube wird der Sattel gegen das Ansatzrohr der Kammer gepresst. Werden beide Ansatzrohre in gleicher Weise befestigt, so steht die Kammer in fester Verbindung mit dem Mikroskope und erfährt bei vorsichtiger Handhabung des gesammten Apparates keinerlei Störung. Von Vortheil ist es, die Verbindungsschläuche der Ansatzrohre so weit aufzusetzen, dass das Sattelstück der Druckschraube das Rohr nicht direct berührt, sondern den Gummischlauch trifft. Ist der Schlauch dann so dick gewählt, dass er die Einfügungshöhe des Ansatzrohres oberhalb des Kammerbodens übertrifft, so wird die Kammer dicht über dem Object-

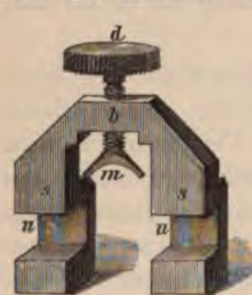


Fig. 2.
5/7 der natürlichen Grösse.

tisch frei schwebend erhalten, ohne dabei Schwankungen ausgesetzt zu sein[1]).

Ausser den oben besprochenen Kammern, welche ausschliesslich für Versuche zur Verwendung kamen, bei welchen ein Gasstrom von bestimmter Zusammensetzung nur kurze Zeit, höchstens 8—14 Tage, auf die Versuchsobjecte geleitet werden sollte, wurden noch andere Gaskammern in der Absicht construirt, dieselben Objecte eventuell Monate lang einem annähernd stationären Gas oder Gasgemische auszusetzen. Eine dieser Kammern ist in Fig. 3 dargestellt.

Als Gasbehälter diente ein rundes Gefäss von etwa 10 cm Durchmesser und 6 cm Höhe, dessen Boden im mittleren Theile gut abgeschliffene, planparallele Grenzflächen führen sollte.

Die Deckelwand des Gasbehälters trug in ihrer Mitte einen kurzen Hals von ähnlicher Art wie die Petroleumbassins der gewöhnlichen Tischlampen. Ueber die Halsöffnung, welche einen Durchmesser von 2 cm besass, war zum Verschluss ein Glasdeckel gestülpt. Da derselbe an seiner Unterseite den hängenden Tropfen trug, musste er aus möglichst dünnem Glase bestehen. Zugleich musste der Deckel eine Diffusion der eingeschlossenen Gasmasse in die Atmosphäre verhindern. Dies wurde dadurch erreicht, dass dem Halse des Gasbehälters ein kräftiger Messingring aufgegypst wurde, dessen oberer Rand um Weniges den Rand des Glashalses an Höhe überragte. Dabei blieb zwischen dem Messingringe und dem Glashalse ein geräumiger Ringkanal von etwa 8 mm Breite und 12 mm Tiefe. Dieser Ringkanal wurde bis zu geeigneter Höhe mit Quecksilber gefüllt, dessen Oberfläche eine einige Millimeter hohe Schicht von Paraffinöl trug. Um zu vermeiden, dass das Quecksilber

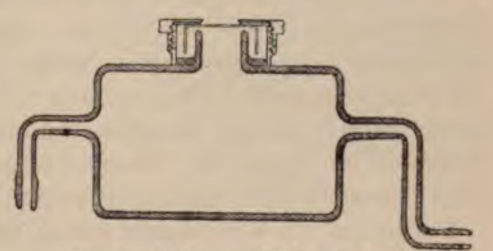


Fig. 3. $^1/_3$ der natürlichen Grösse.

1) Der Preis der Himmler'schen Gaskammern beträgt 7 Mk., der der Rothgussklammern 5 Mk. das Stück.

den Metallring angreife, wurde dessen innere Seite mit schwarzem Eisenlack überstrichen.

Der Deckel aus dünnem Glase wurde am einfachsten so hergestellt, dass von einem sorgfältig ausgewählten Becherglase der Boden mit einem entsprechend hohen Theile der Wand abgesprengt wurde. Das abgesprengte Stück wurde umgekehrt so auf den Hals des Gasbehälters gestülpt, dass der nun absteigende Rand zwischen Messingring und Glashals des Gasbehälters in das Paraffinöl, bezw. in das Quecksilber des Ringkanals tauchte.

Um das tiefe Eintauchen des Becherglasrandes in das schwerere Quecksilber und eine gute Befestigung des ganzen Deckels zu erzwingen, wurde dem Messingringe ein kräftiger, in der Mitte weit ausgeschnittener Messingdeckel aufgeschraubt, welcher an seiner Innenseite eine Lederscheibe trug. Durch vorsichtiges Anziehen der Schraube kann der Glasdeckel tief in das Quecksilber hineingedrückt werden.

Durch diese Montur des Gasbehälters wurde ein vollständig luftdichter Verschluss erzielt, und zugleich waren die auf der Innenseite des abgesprengten Becherglasbodens im hängenden Tropfen befindlichen Objecte dem schädigenden Einflusse des Quecksilbers entzogen, da ja die Gasmasse im Innern des Gasbehälters nur mit der Oberfläche des auf dem Quecksilber schwimmenden Paraffinöls in Berührung treten konnte.

Um das zur Verwendung gelangende Gas in den Gasbehälter leiten und die im letzteren befindliche atmosphärische Luft austreiben zu können, war der Seitenwand desselben an zwei gegenüberliegenden Punkten oberhalb des Bodens je ein gläsernes Ansatzrohr angeschmolzen. Eines dieser Rohre war zwei Mal rechtwinkelig, wie aus der Fig. 3 ersichtlich, gebogen. Mit dem Gasometer in Verbindung gesetzt, diente es als Zuleitungsrohr. Das zweite Rohr war nur ein Mal rechtwinkelig nach unten gebogen und diente dem eingeführten Gas als Ableitungsrohr.

Wurde nun ein Gas längere Zeit bis zur möglichst vollständigen Verdrängung der atmosphärischen Luft durch den Gasbehälter hindurch geleitet, so konnte ein Wiedereintreten der atmosphärischen Luft leicht dadurch verhindert werden, dass die Ansatzrohre in mit Quecksilber und einer darüber befindlichen Schicht Paraffinöl beschickte Gläser tauchten.

Um den Gasbehälter zu einer feuchten Kammer zu machen, wurde er vor Anstellung eines Versuches mit Wasser beschickt, welches den Boden der Kammer in einer mehrere Millimeter hohen Schicht überdeckte. Diese Wasserschicht hebt zu gleicher Zeit die optische Störung fast gänzlich auf, welche sich aus einer etwaigen Unebenheit der oberen (inneren) Bodenseite ergiebt.

Die Beobachtung der Objecte im hängenden Tropfen ist bei dieser Versuchsanstellung mit gewissen Unbequemlichkeiten verknüpft, da die Dimensionen der Gasbehälter nicht gestatten, dieselben auf dem Objecttische der gewöhnlichen Mikroskope aufzustellen. Sie wurden deshalb auf hölzerne Tische von folgender Form gebracht. Als Tisch diente ein Gestell aus drei unter rechten Winkeln zusammengefügten Brettern. Das untere von etwa 20 cm Länge und 15 cm Breite diente dem Ganzen als Basis. An einer seiner schmalen Kanten steigt, als Rücken des Gestelles, ein ebenso breites Brett etwa 12 cm in die Höhe, welches parallel dem Basalbrette die eigentliche Tischplatte trägt. Diese führt eine weite, runde Oeffnung, deren Durchmesser eine beträchtliche seitliche Verschiebung der Kammer gestattet, ohne dass die Beobachtung dadurch behindert wird. Die Beleuchtung geschieht von unten her durch ebene Spiegel von etwa 13 cm Breite und 18 cm Länge, welche derart schief aufgestellt werden, dass sie mit ihrer oberen Kante gegen die Rückwand, mit ihrer unteren Kante gegen die untere Wand des Tischgestelles gelehnt sind. Als Widerlage trägt die untere Wand eine quer aufgenagelte Leiste.

Zur Beobachtung des hängenden Tropfens wurde der obere Theil eines Mikroskopes mit der die Schraube für feine Einstellung tragenden Säule in die Klemme eines eisernen Halters eingespannt, wie solche in chemischen Instituten allgemeine Verwendung finden.

Eine solche Aufstellung des Mikroskopes gestattete die Anwendung genügend starker Vergrösserungen (etwa Seibert's Objectiv III und IV). Bei noch stärkerer Vergrösserung (Seibert's Objectiv V) machten sich die Vibrationen bei der Handhabung des Instrumentes im Allgemeinen schon stark bemerkbar.

Die Versuche wurden bei Anwendung der stationären Gasbehälter ebenfalls so angestellt, dass immer je drei Kammern

zu einer Versuchsreihe unter gleichen Bedingungen miteinander durch Gummischläuche verbunden wurden. Nach dem Einleiten der Gase wurden die Kammern dadurch von einander unabhängig gemacht, dass die Schlauchverbindungen unter Quecksilber abgeschnitten wurden, worauf mit Hilfe einer gebogenen Pipette ein kleines Quantum Paraffinöl in die Ansatzröhre eingeführt wurde, um die Berührung der abgesperrten Gase mit dem Quecksilber zu vermeiden.

Fehlerquellen.

In der vorangehenden Darstellung der Untersuchungsmethode ist mit Absicht auf die Sorgfalt hingewiesen, mit welcher die Versuche durchgeführt worden sind; auch ist wiederholt auf die Methoden der Prüfung aufmerksam gemacht worden. Es erschien dies nothwendig, weil die meisten in der obigen Literaturübersicht genannten Arbeiten hierüber kurz hinweggehen und dadurch Zweifel erwecken, ob bei den ihnen zu Grunde liegenden Untersuchungen allen Anforderungen an die Methode Genüge geschehen ist.

Es handelt sich nun um die Frage, ob bei Erfüllung aller Vorsichtsmassregeln das vorgesteckte Ziel erreicht werden kann, bezw. ob dem Experimente nicht auch hier wie überall bedenkliche Fehlerquellen anhaften. Es wurde schon bei der Besprechung der Herstellung reiner Kohlensäure betont, dass die Erzielung absoluter Reinheit fast unmöglich ist. Doch gelingt es, die Verunreinigung grösserer Gasmengen durch Beimengung fremder Gase soweit einzuschränken, dass diese Fehlerquellen für die physiologischen Versuche nahezu als beseitigt angesehen werden können. Viel schwieriger aber als die Gewinnung reiner Gase stellt sich die dauernde Reinerhaltung derselben in der Praxis, insbesondere wenn die Gasvorräthe längere Zeit aufbewahrt werden müssen. Sind die Aufbewahrungsbehälter beim Einleiten der Gase vollkommen luftdicht, so bleibt es fraglich, ob nicht Undichtigkeiten dadurch bewirkt werden, dass bei dem Schwanken der Temperatur der Druck in den Gefässen bald steigt, bald fällt. Um dieser unvermeidlichen Gefahr nach Möglichkeit vorzubeugen, wurden die Gasvorräthe in den zur Verwendung

kommenden Gasometern schon unmittelbar nach der Füllung und späterhin stets dadurch unter Druck erhalten, dass die vom Aufsatzgefässe des Gasometers auf den Boden desselben führende Röhre dauernd geöffnet erhalten wurde. Die eingeschlossene Gasmasse stand durchschnittlich unter dem Ueberdruck einer etwa 1 m hohen Wassersäule. War nun eine nicht nachweisbare Undichtigkeit vorhanden, so konnte an derselben nur ein Gasstrom nach aussen in die Atmosphäre entstehen, niemals aber ein Einströmen derselben in das Gasometer.

Eine zweite nicht zu umgehende Fehlerquelle liegt darin, dass die abgeschlossenen Gase in fast allen Fällen mit einer Sperrflüssigkeit in Contact stehen. In den Gasometern ist obenein die Berührungsfläche zwischen Flüssigkeit und Gas eine sehr ausgedehnte. Wendet man destillirtes oder Leitungswasser an, so absorbirt dasselbe je nach Druck und Temperatur eine bestimmte Menge des überstehenden Gases. Aendern sich Druck und Temperatur, so ändert sich auch die Absorptionsgrösse, d. h. es findet ein beständiger Gasaustausch zwischen Wasser und Gasmenge statt. Schon dieser Wechsel müsste fremde Gase, welche das in die Gasometer eingeführte Wasser vorher absorbirt hatte, zum Uebertritt in die freie Gasmenge veranlassen. Aber selbst wenn die Absorptionsgrösse keiner Schwankung unterworfen wäre, würden doch die fremden Gase aus der Sperrflüssigkeit austreten, weil der Partiärdruck der fremden Gase ausserhalb der Flüssigkeit gleich Null ist.

Aus diesem Grunde wurde das in die Gasometer eingeführte Wasser vorher ausgekocht und gleich nach dem Erkalten mittels eines Hebers dem Gasometer zugeführt. Ohne Fehler verläuft dieser Process naturgemäss nicht, da das Wasser schon beim Abkühlen wieder atmosphärische Luft absorbirt; andererseits konnte auch das für die Füllung eines Gasometers von 25 l Inhalt benöthigte Wasser nicht durch eine Abkochung erlangt werden. Immerhin wurde doch hierdurch die Fehlergrösse wesentlich herabgemindert. Um nun auch die Einführung absorbirter Luft während der Versuche nach Möglichkeit zu vermeiden, wurden die Aufsatzgefässe der Gasometer und die mit ihnen in Verbindung stehenden Mariotte'schen Flaschen mit ausgekochtem Wasser gefüllt.

Dass das in die Gasometer eingeführte Paraffinöl ebenfalls Gase absorbirt, ist schon erwähnt worden. Es konnten auch hiermit die Fehlerquellen nicht beseitigt werden, wohl aber konnte durch Anwendung desselben die Fehlergrösse vermindert werden.

Alle hier erwähnten Fehlerquellen kommen natürlich auch für die von mir verwandten Gasbehälter für Dauerversuche in Betracht.

Die schon an früherer Stelle erwähnte ungleich schnell erfolgende Absorption von Kohlensäure und Sauerstoff durch Paraffinöl gab übrigens noch eine andere Möglichkeit an die Hand, in den Versuchen einen Fehlerausgleich zu begünstigen. Da jedes Gasometer etwa 24 Stunden im Gebrauch war, so wurde sein Gemisch allmählich sauerstoffreicher. Sobald es aber durch ein neues Gasometer ersetzt wurde, war das ursprüngliche Verhältniss zwischen Kohlensäure und Sauerstoff wieder hergestellt und blieb eine Zeit lang auch annähernd constant, bis das Gemisch wieder sauerstoffreicher wurde.

Ganz besondere Sorgfalt verlangen die Versuche bei ihrem Beginne, weil die grösste Schwierigkeit in der Verdrängung der vorhandenen Atmosphäre aus den Gaskammern, den Zuleitungsröhren und Waschflaschen liegt. Auf diese Schwierigkeit, die allen Methoden eigen ist, bei welchen es sich um eine Ueberleitung des verdrängten Gases handelt, dass nämlich die Entfernung der Luft aus den Apparaten und aus dem Nährboden keine vollständige ist, wurde schon von Fränkel (l. c., p. 343) hingewiesen.

Die grösste Fehlerquelle liegt darin, dass die Kulturflüssigkeit, welche das zu untersuchende Object enthält, die Bestandtheile eines Gasgemenges nicht in demselben Verhältnisse aufnimmt, als sie ihm von aussen dargeboten werden. Dem Versuchsobjecte stehen die Gase thatsächlich in einem anderen als dem vom Experimentator beabsichtigten Verhältnisse zur Verfügung. Diese Schwierigkeit, welche sich nicht ganz beseitigen lässt, wird indess dadurch gemindert, dass die Objecte vermöge ihres grösseren specifischen Gewichtes der Oberfläche des Kulturtropfens unmittelbar nahe und den Gasen hierdurch fast direct ausgesetzt sind. Die Erscheinungen, von denen später die Rede sein wird, treten deshalb immer mit grösster Promptheit ein.

Experimenteller Theil.

Um bei meinen Untersuchungen die von der Chlorophyllfunction abhängigen Erscheinungen auszuschliessen, wurden chlorophylllose Versuchsobjecte gewählt, wie Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica*, Sporen von Mucorineen, Pollenkörner von Phanerogamen, Hefe etc., und die Einwirkung der Kohlensäure auf die Plasmaströmung, bezw. auf die Keimung und Entwickelung von Sporen und Pollenkörnern untersucht.

Einwirkung der Kohlensäure auf die Plasmaströmung.

Die Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica* boten für die Lösung der gestellten Aufgabe das geeignetste Object.

Zu meinen Versuchen wurden blühende Triebe der *Tradescantia* gegen Abend abgeschnitten und in Wasser gestellt. Am nächsten Morgen hatten sich dann stets einige Blüthen eben geöffnet. Aus ihnen wurden einzelne Staubfäden abgeschnitten und, nachdem sie von den Antheren befreit worden waren, in einen auf den Deckel einer Gaskammer ausgebreiteten Tropfen Wasser gebracht. Dabei wurden die Staubfadenhaare mittels eines feuchten Pinsels vorsichtig nach einer Seite gerichtet. Man hatte auf diese Weise eine grosse Anzahl dicht nebeneinander liegender Haare, von welchen man bei Anwendung schwacher Vergrösserungen die geeignetsten, mit Luft nicht behafteten Zellen aufsuchen und dann für die weitere Untersuchung bestimmen konnte.

Die Versuche zeigten, dass die Plasmaströmung in reiner Kohlensäure (d. h. so rein, wie sie sich herstellen lässt) nach $1\frac{1}{2}$—$2\frac{1}{2}$ Minuten sistirt wurde, dass sie aber nach 30 Secunden zurückkehrte, wenn die Kohlensäure mittels eines Gummiblasebalges entfernt und durch atmosphärische Luft ersetzt wurde.

Um festzustellen wie lange Zeit die reine Kohlensäure continuirlich über die Staubfadenhaare geleitet werden muss, um die Plasmaströmung dauernd zu sistiren, wurde die Kohlensäure stunden-, sogar tagelang durch die Gaskammern geleitet. Dabei fand es sich jedes Mal, dass, sobald die Kohlensäure durch Luft

ersetzt wurde, sich die Plasmaströmung wieder einstellte. Die Schnelligkeit, mit welcher die Plasmaströmung zurückkehrt, ist aber je nach der Dauer der Ueberleitung des Kohlensäurestromes verschieden. Alleinige Bedingung für das Wiederauftreten der Strömung ist die nicht völlige Tödtung des Plasmas, die sich aus Veränderungen und Desorganisation des Protoplasmaleibes deutlich erkennen lässt. Fehlen solche Erscheinungen, so kehrt in dem gesund aussehenden Plasma die Bewegung sicher, wenn auch manchmal erst nach Stunden, wieder. Der deutlichen Plasmaströmung geht stets eine zitternde Bewegung der Körnchen voran, welche an sogenannte „Molekularbewegung" erinnert.

Der Einfluss lange Zeit fortgesetzter Kohlensäureströme ist aber mit dem Wiedereintritt der Plasmaströmung nicht beseitigt. Es zeigt sich, dass die der Kohlensäurewirkung ausgesetzten Zellen früher zu Grunde gehen, als es bei normalen Lebensbedingungen bezw. im Strom von atmosphärischer Luft der Fall ist. Während die ersteren gewöhnlich nach 24 Stunden unter Verfärbung des Plasmas, welches blaugrünes Aussehen erlangte, zu Grunde gingen, hielten sich die Staubfadenhaare des Controlversuches im Strom von atmosphärischer Luft bis zwei Tage lang unverändert. Es stimmt diese Beobachtung mit den Angaben von Kühne überein, dessen Versuche jedoch mit anderer Fragestellung, wie bereits oben mitgetheilt, durchgeführt wurden.

Auch die Zellen eines und desselben Haares verhielten sich gegen die Kohlensäurewirkung nicht gleich. Gewöhnlich waren die obersten die empfindlichsten, doch konnte man nicht selten einzelne Zellen, die noch lebensthätig waren, in der Mitte eines Haares und zwischen abgestorbenen Zellen finden.

Die Widerstandsfähigkeit der Staubfadenhaare bei länger andauernder Kohlensäurewirkung war so auffallend, dass ich mich entschloss, vergleichsweise festzustellen, wie sich *Spirogyra*-Fäden verhalten, wenn sie einem Kohlensäurestrome ausgesetzt werden. Es fand sich hierbei, dass dieselben nach 3—5 Stunden zu Grunde gingen. Das Plasma löste sich von der Wand, sammelte sich zu einem unförmigen Klumpen in der Mitte der Zelle und nahm eine schmutzig grüne Farbe an. Die Widerstandsfähigkeit der verschiedenen *Spirogyra*-Arten erwies sich

dabei verschieden. Einige fielen dem Eingriffe frühzeitiger, andere später zum Opfer.

Um nun die Einwirkung der Kohlensäure bei verschiedenen Verdünnungsgraden mit Sauerstoff auf die Plasmaströmung in den *Tradescantia*-Haaren zu untersuchen, wurden verschiedene Gasgemische hergestellt, wobei die Kohlensäuremenge allmählich erhöht wurde.

Es stellte sich heraus, dass eine Mischung von 30 % Sauerstoff und 70 % Kohlensäure auf die Plasmaströmung keine sichtbare Wirkung hatte. Dieselbe wurde weder verlangsamt noch beschleunigt.

Eine Mischung von 25 % Sauerstoff und 75 % Kohlensäure hatte auf die Plasmaströmung ebenfalls keine sichtbare Wirkung.

Eine Mischung von 20 % Sauerstoff und 80 % Kohlensäure sistirte die Plasmaströmung nach 3—4 Minuten. Dieselbe fing nach $^1/_2$—1 Minute wieder an, wenn das Gasgemisch durch Luft ersetzt wurde. Wiederholte man aber den Versuch mit demselben Gasgemische nach etwa einer halben Stunde, so wurde die Plasmaströmung nicht wieder sistirt. Es trat also eine Accommodation des Protoplasmas ein. Diese Accommodation ging, wie es sich bei wiederholten Versuchen herausstellte, sogar so weit, dass die Plasmaströmung wieder von selbst begann, nachdem sie durch die Wirkung des Gasgemisches eine Minute lang sistirt worden war.

Eine Mischung von 10 % Sauerstoff und 90 % Kohlensäure sistirte die Plasmaströmung nach 2—3 Minuten. Die Strömung begann aber dieses Mal von selbst nach 20—30 Minuten wieder, zeigte sich indess nicht in allen Haaren. Dem Wiederbeginn der Plasmaströmung ging auch dieses Mal eine zitternde Bewegung der Plasmakörner voran. Nachdem der Strom des Gasgemisches eine Stunde lang durchgeleitet worden war, hatte sich noch keine normale Plasmaströmung wieder hergestellt; auch war die Plasmaströmung nicht in allen Fäden gleich rasch.

Hat sich einmal die Plasmaströmung einem solchen Gasgemische accommodirt, so kann man den Strom desselben Gasgemisches sehr rasch durchstreichen lassen, ohne dadurch die Protoplasmaströmung zu verlangsamen. Lässt man hinterher

einen Strom von reiner Kohlensäure (d. h. so reiner, wie sie sich herstellen lässt) sehr rasch über dieselben Haare hinströmen, so wird die Plasmaströmung nicht sistirt. Die Stromdauer wurde zunächst auf ca. fünf Minuten beschränkt, erhöhte sich aber nach und nach bis zu einer Stunde. Zu bemerken ist noch, dass ein solches Gemisch von 10 % Sauerstoff und 90 % Kohlensäure nicht im Stande ist, die Plasmaströmung in Haaren zu sistiren, welche sich bereits einer Mischung von 20 % Sauerstoff und 80 % Kohlensäure accommodirt hatten.

Um die Grenze der Accommodation zu bestimmen, wurden je eine Stunde lang über *Tradescantia*-Haare nacheinander folgende Gasgemische geleitet:

1. 25 % Sauerstoff + 75 % Kohlensäure
2. 20 „ „ „ 80 „ „
3. 10 „ „ „ 90 „ „
4. 5 „ „ „ 95 „ „

und nachher, ebenfalls eine Stunde lang, reine Kohlensäure hindurch geleitet. Letztere brachte nun die Plasmaströmung nicht zum Stillstand.

Dieselben Gasgemische wurden in einem anderen Versuche anstatt eine Stunde nur je eine halbe Stunde lang über die Fäden geleitet. Auch dieses Mal sistirte die reine Kohlensäure die Plasmaströmung nicht.

Die Stromdauer jedes Gasgemisches wurde endlich auf eine Viertelstunde beschränkt, ohne dass die reine Kohlensäure die Plasmaströmung sistirt hätte, selbst in Fällen, wo sie bis fünf Stunden lang durchgeströmt war.

Beachtenswerth ist hierbei, dass die Plasmaströmung durch die Wirkung von reiner Kohlensäure oder von Kohlensäure und Sauerstoff enthaltenden Gemischen nicht bei allen Haaren gleichzeitig sistirt wird, und dass sie auch nicht gleichzeitig zurückkehrt. Die Widerstandsfähigkeit der Staubfadenhaare gegenüber der Kohlensäurewirkung ist eine individuell verschiedene.

Zu bemerken ist noch, dass sich alle Zellen eines und desselben Haares gegenüber der Kohlensäurewirkung ziemlich gleich verhielten, dass ferner, nachdem die Plasmaströmung sistirt war,

noch eine zitternde Bewegung einzelner Plasmakörner einige Secunden lang wahrgenommen werden konnte. Diese „Molekularbewegung" ging der wiederkehrenden Plasmaströmung auch voraus, und zwar liess sie sich bald im Umkreise des Kernes, bald im Längsverlaufe des Plasmastränge, bald unter der Wand an isolirten Plasmakörnern wahrnehmen. Nicht selten schien es, als ob die Plasmakörner in einigen Zellen sich in sehr breiten Bahnen bewegten, um sich nach und nach in engere Stränge zu vertheilen.

Aus diesen Versuchen geht hervor, dass die Kohlensäure eine momentan hemmende, aber nicht eine dauernd schädliche Einwirkung auf die Plasmaströmung ausübt, dass ferner die hemmende Wirkung eine specifische ist und nicht vom Sauerstoffmangel herrührt; denn ein Gemisch von 80 % Kohlensäure und 20 % Sauerstoff enthält annähernd so viel Sauerstoff wie die atmosphärische Luft, und doch wird die Plasmaströmung, obwohl nur auf kurze Zeit, dadurch sistirt. Aus den Versuchen geht ferner hervor, dass sich die Plasmaströmung der Kohlensäurewirkung zu accommodiren vermag, was mit den Resultaten von Kabsch (l. c., p. 357) im Einklange steht, der eine Accommodation der Blätter von *Oxalis* an die Kohlensäureatmosphäre beobachtete.

Um nun noch andere Anhaltspunkte zu haben und der Frage näher zu treten, inwieweit der Sauerstoff die Plasmaströmung befördert oder verursacht, da nach Kühne (l. c., p. 105) „die Berührung mit dem Sauerstoff der Luft das gewöhnlich wirkende Erregungsmittel zu sein scheint, dem das erregbare Protoplasma vielleicht überhaupt den Antrieb zu seinen Bewegungen verdankt"[1]), wurde die Einwirkung des Sauerstoffes und des Wasserstoffes auf die Plasmaströmung untersucht.

Reiner Sauerstoff schien auf die Plasmaströmung keine besondere Wirkung zu üben. Eine langsame Strömung wurde dadurch zuweilen nach einiger Zeit beschleunigt, während eine normale keine sichtbare Förderung erkennen liess.

1) Vergl. auch Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle, Leipzig 1867, p. 49.

Reiner Wasserstoff beschleunigte zuweilen in der ersten Zeit die Plasmaströmung, vermochte sie aber auch nach acht Stunden dauerndem Strome nicht zu sistiren[1]). Die Plasmaströmung wurde nach und nach langsamer, ohne aber ganz zu verschwinden. Dieselben Staubfadenhaare, welche einem Strome Wasserstoff schon acht Stunden lang ausgesetzt worden waren, wurden am folgenden Tage demselben noch acht Stunden ausgesetzt, ohne dass die Plasmaströmung ganz zum Stillstand gebracht werden konnte.

Ich habe ferner die Einwirkung der Kohlensäure und des Wasserstoffes auf die Plasmaströmung in den Zellen der Haare des Blüthenkelches von *Cucurbita Pepo* und in den ausgewachsenen Pollenschläuchen von *Lathyrus latifolius* vergleichend untersucht und dabei gefunden, dass die reine Kohlensäure die Plasmaströmung in den ersteren ebenfalls nach 2—3 Minuten sistirt, während der reine Wasserstoff selbst nach 2—3 Stunden dauerndem Strome keine Wirkung hatte.

In den ausgewachsenen Pollenschläuchen von *Lathyrus latifolius* wurde die Plasmaströmung durch Kohlensäure nach ein bis zwei Minuten sistirt. Der Wasserstoff brachte die Plasmaströmung nach 2—3 Stunden anhaltendem Ueberleiten nicht zum Stillstand[2]).

1) Kühne (l. c., p. 107) giebt an, dass das Protoplasma in allen Zellen der Staubfadenhaare von *Tradescantia* nach mehrstündigem Ueberleiten von Wasserstoff völlig zur Ruhe gebracht wird. Demoor (l. c., p. 32) fand sogar, dass dasselbe nach 15—40 Minuten sistirt wird. Ida Keller (Ueber Protoplasmaströmung im Pflanzenreiche, 1890, p. 22) beobachtete, dass die Plasmaströmung in Sprossen von *Elodea canadensis*, welche nach Einleitung von Wasserstoff (mehrere Stunden lang und unter Lichtabschluss) noch 24 Stunden dunkel gehalten wurden, wieder eingetreten war, nachdem Luft- und Lichtzutritt erneuert wurden.

2) Diese Reihe von Untersuchungen hatte ich im September 1893 abgeschlossen, als im folgenden Jahre die Arbeit von Demoor erschien. Ich wollte deshalb meine früheren Untersuchungen im Laufe des vorigen Sommers einer nochmaligen Prüfung unterwerfen, insbesondere beziehentlich der Einwirkung der Kohlensäure und des Wasserstoffes auf die Plasmaströmung in den Staubfadenhaaren von *Tradescantia*. Dabei musste ich die Richtigkeit meiner früheren Resultate bestätigen. Der Unterschied zwischen denen Demoor's und den meinigen rührt wahrscheinlich von dem Umstand her, dass dieser Forscher keine so grosse Anzahl Versuchsobjecte vor sich gehabt und die an einzelnen vom Staubfaden getrennten Haaren gemachten Beobachtungen verallgemeinert hat. Angesichts der schon erwähnten individuellen Verschiedenheit der einzelnen Haare gegenüber der Gaswirkung ist Vorsicht geboten. Bezüglich der individuellen Verschiedenheiten kann man die Resultate Frankland's und Bernard's vergleichen.

Einwirkung der Kohlensäure auf die Keimung der Sporen von *Mucor Mucedo* und auf das Wachsthum der Keimlinge.

Die Versuche mit *Mucor Mucedo* wurden in der Weise angestellt, dass aus Reinkulturen aufstrebende Sporangienträger mit einer durch einen Tropfen sterilen Wassers benetzten Platinöse so gestreift wurden, dass die reifen Sporangien bei der Berührung platzten. Der in der Oese festgehaltene Tropfen belud sich hierbei mit den *Mucor*-Sporen, welche nun in einem Tropfen verdünnten, sterilisirten Pflaumendecocts verrührt wurden. Von diesem inficirten Tropfen aus konnte die Impfung der Deckel der feuchten Kammern, die ebenfalls mit einem Tropfen verdünnten, sterilisirten Pflaumendecocts beschickt waren, mit Hilfe derselben Platinöse erfolgen.

Da nun zu jeder Versuchsreihe mit Gasen oder Gasgemischen eine Reihe von Controlversuchen mit atmosphärischer Luft parallel ging, so wurden die neuen Aussaaten für beide Reihen jedesmal mit den das letzte Mal in atmosphärischer Luft gebildeten Sporangien ausgeführt. Es war hierdurch die Sicherheit gegeben, dass in allen Versuchen dieselbe Art zur Verwendung kam.

Mit *Mucor*-Sporen wurden zweierlei Versuchsreihen angestellt. In der einen dienten die feuchten Kammern, durch welche eine beliebig lange Zeit der Gasstrom durchgeleitet wurde, während die zweite Reihe mit den oben beschriebenen Gasbehältern mit stationärem Gasinhalte ausgeführt wurde. Diesen letzteren Dauerversuchen ging ein vorläufiger Versuch voraus, welcher in der Art ausgeführt wurde, dass eine Glasschale mit einer dünnen Schicht gelatinirten Pflaumendecocts unter eine mit Quecksilber und einer darüber befindlichen Wasserschicht abgesperrte Glasglocke gesetzt wurde. Es wurde dann so lange reine Kohlensäure unter die Glocke geleitet, bis eudiometrische Versuche zeigten, dass durch das gleichzeitig eingeführte Ableitungsrohr die atmosphärische Luft vollständig ausgetreten war.

Das gelatinirte, mit *Mucor*-Sporen beschickte Pflaumendecoct blieb zwei Tage unverändert. Am dritten Tage aber zeigten sich auf seiner Oberfläche punktförmige, zerstreute Flecken, Bakteriencolonien, welche bald über die ganze Oberfläche fort-

wuchsen und die Entwickelung des *Mucor* völlig zu unterdrücken schienen. Nach 14 Tagen wurde die Glasglocke aufgehoben und der atmosphärischen Luft freier Zutritt unter dieselbe gestattet. Am ersten bis zum zweiten darauffolgenden Tage zeigten sich die ersten Mycelfäden der *Mucor*-Kultur, die sich alsbald über die ganze Fläche verbreitete. Die mikroskopische Untersuchung dieser Kulturen zeigte, dass es sich hier nur um *Mucor Mucedo* handelte. Eine Verunreinigung mit einem anderen Fadenpilz hatte beim schnellen Aufheben der Glocke nicht stattgefunden. In den Bakteriencolonien fanden sich Stäbchen und Mikrokokken, welche sich im Gegensatz zu den *Mucor*-Sporen in Kohlensäure unbehindert entwickelt hatten, eine Beobachtung, welche mit den Fränkel'schen Resultaten in vollem Einklang steht.

In den Dauerversuchen mit den Gasbehältern wurden sechs derselben in der beschriebenen Weise für die Kulturen beschickt. Alle zwei Wochen wurde einer dieser Behälter geöffnet, um die atmosphärische Luft hineintreten zu lassen und zugleich zu sehen, ob die *Mucor*-Sporen noch keimfähig waren. Die Versuche zeigten, dass selbst nach drei Monaten die *Mucor*-Sporen ihre Keimfähigkeit nicht verloren hatten. Zwei andere Gasbehälter, die für eine längere Zeitdauer bestimmt waren, verunglückten leider.

Um die Einwirkung der Kohlensäure auf die *Mucor*-Sporen bei verschiedenen Verdünnungsgraden mit Sauerstoff festzustellen, wurden Mischungen beider Gase hergestellt.

Dabei ergaben sich folgende Resultate:

In einem Strome von 10 % Kohlensäure und 90 % Sauerstoff fingen die *Mucor*-Sporen einige Stunden später als die in atmosphärischer Luft weilenden an zu keimen, setzten ihre Keimung ungestört fort und bildeten Sporangien 24 Stunden später als die des Parallelversuches.

In einem Strome von 20 % Kohlensäure und 80 % Sauerstoff fingen die *Mucor*-Sporen erst etwa zehn Stunden später als diejenigen des Parallelversuches an zu keimen und setzten ihre Keimung in sehr träger Weise fort. Nach fünf Tagen hatten sich noch keine Sporangien gebildet; ausserdem waren viele Mycelfäden gelb und wie geschrumpft. Das Plasma war aus vielen derselben herausgetreten und hatte eine gelbbraune

Farbe angenommen. Nach sechs Tagen wurde der Gasstrom abgestellt und das Gasgemisch durch Luft ersetzt. Obwohl die meisten Mycelfäden geplatzt und gebräunt waren, so vermochten doch einige derselben sich weiter fortzubilden und spärlich Sporangien zu erzeugen. Eine genauere Beobachtung zeigte an der Peripherie des Nährtropfens das Vorhandensein von zahlreichen kurzen und geraden Mycelfäden, welche eine helle Spitze besassen. Diese Mycelfäden sahen ganz so aus, als hätten sie bei unbehindertem Wachsthum Sporangienträger erzeugen wollen; sie waren jedoch auch nach mehreren Tagen meist steril geblieben.

In einem Strome von 30 % Kohlensäure und 70 % Sauerstoff keimten die *Mucor*-Sporen etwa 15—20 Stunden später als in den Parallelversuchen und setzten ihr Wachsthum in sehr träger Weise fort.

Nach 40 Stunden hatten sich in den Parallelversuchen Sporangien gebildet, während bei den unter dem Einfluss des Gasgemisches erwachsenen Formen sich nur ein sehr kümmerliches Mycelium gebildet hatte, dessen Aussehen indess ein normales war.

Nach acht Tagen wurde der Strom abgestellt. Eine genauere Durchmusterung zeigte, dass sich hier noch keine Sporangien gebildet hatten, und dass zahlreiche Mycelfäden geplatzt und gebräunt waren. Nachdem das Gasgemisch durch atmosphärische Luft ersetzt war, zeigten sich die ersten Sporangien nach etwa 20 Stunden, und zu gleicher Zeit traten auch gerade, plasmareiche Mycelfäden auf. In den folgenden beiden Tagen hatten sich neue Mycelfäden gebildet, doch war die Anzahl der neugebildeten Sporangien eine sehr geringe, so dass auch bei diesem Versuche viele der neuentstandenen Mycelfäden steril geblieben waren.

In einem Strome von 40 % Kohlensäure und 60 % Sauerstoff keimten die *Mucor*-Sporen etwa einen Tag später als die des Parallelversuches. Die Keimfäden entwickelten sich sehr langsam fort und zeigten am vierten Tage kugelige oder nierenförmige Anschwellungen, deren Plasma eine schaumige Beschaffenheit hatte. Mit der Zeit steigerten sich die Anschwellungen bedeutend, ohne sich jedoch von dem übrigen Mycelium durch Scheidewände abzugliedern (Fig. 1, Taf. VII). Im Laufe desselben Tages trieben die Mycelanschwellungen

fingerartige Fortsätze, die nach und nach grösser und länger wurden, so dass sie am fünften Tage zu normalen Mycelfäden ausgewachsen waren.

Am sechsten Tage waren die Mycelanschwellungen theils geplatzt, theils gebräunt; doch behielten die von ihnen ausgetriebenen Mycelfäden ihre normale Beschaffenheit und setzten, obwohl sehr langsam, ihr Wachsthum fort. In den folgenden Tagen waren viele dieser Mycelfäden geplatzt und gebräunt, ohne Sporangien zu bilden.

Nach acht Tagen wurde der Gasstrom abgestellt und der atmosphärischen Luft freier Zutritt gestattet. 24 Stunden nach diesem Wechsel der Atmosphäre hatten sich zahlreiche neue Mycelfäden ausgebildet, die sich in radialer Anordnung gegen die Peripherie des Kulturtropfens richteten, und deren Aussehen ein ganz normales war. Nur in einer der drei Kulturen hatte sich nach dieser Zeit ein einziges Sporangium gebildet. Nach 48 Stunden gesellten sich hierzu noch einige wenige Sporangien.

In einem Strome von 50 % Kohlensäure und 50 % Sauerstoff keimten die *Mucor*-Sporen erst am zweiten Tage nach ihrer Aussaat.

In den folgenden Tagen setzten dieselben ihr Wachsthum nicht in normaler Weise fort, sondern bildeten wie im vorhergehenden Versuche mehr oder minder kugelige Mycelanschwellungen, welche ihre Form im Laufe einer Woche nicht wesentlich änderten (Fig. 2, Taf. VII). Die gebildeten Anschwellungen waren am Ende dieser Periode theilweise gebräunt und auch geplatzt, ohne Mycelfäden auszutreiben.

Nach acht Tagen wurde der Gasstrom unterbrochen, das Gasgemisch mittels eines Gummiblasebalges entfernt und der atmosphärischen Luft freier Zutritt gestattet. Die gebildeten Mycelanschwellungen keimten jetzt meist sofort aus und bildeten nach $1^1/_2$—2 Tagen normale Sporangien (Fig. 7, Taf. VII).

In einem Strome von 60 % Kohlensäure und 40 % Sauerstoff fingen die *Mucor*-Sporen erst am zweiten Tage nach ihrer Aussaat an zu keimen und, anstatt sich vegetativ zu entwickeln, bildeten sie ebenfalls kugelige Anschwellungen, welche zuweilen stattliche Dimensionen erlangten, ohne Sporangienträger zu bilden (Fig. 3, Taf. VII). Nachdem die Mycelanschwellungen

eine Woche lang in dem Gasstrom verblieben waren, wurde letzterer abgestellt. Jetzt zeigte es sich, dass in zwei Kulturen die stark gebräunten Mycelanschwellungen nicht weiter keimten, während dieselben in der dritten Kultur keimten und in $1^1/_2$—2 Tagen Sporangien bildeten.

Einige der Mycelanschwellungen, in frisches Pflaumendecoct übertragen, entwickelten sich zuerst vegetativ, und erst, nachdem sie ein reichliches Mycelium gebildet hatten, trieben sie nach 36 Stunden auch zahlreiche Sporangienträger.

In einem Strome von 70 % Kohlensäure und 30 % Sauerstoff fingen die *Mucor*-Sporen nach 30 Stunden an zu keimen, und nach 48 Stunden hatten sie kurze, vacuolenreiche Mycelaustreibungen gebildet. In den folgenden Tagen wuchsen diese Mycelaustreibungen sehr langsam vorwärts und zeigten die für die früheren Versuche so charakteristische Form der Mycelanschwellungen nicht (Fig. 4, Taf. VII). Viele waren wie gewöhnlich gebräunt und geplatzt. Nach einer Woche wurde der Gasstrom abgestellt und das Gasgemisch durch Luft ersetzt. Auch dieses Mal vermochten nur einige der Mycelaustreibungen zu keimen und spärliche Sporangien zu bilden.

Einige dieser Gebilde, in frisches Pflaumendecoct übertragen, entwickelten sich erst vegetativ und bildeten nach zwei Tagen zahlreichere Sporangien als die übrigen, die im alten Kulturtropfen geblieben waren.

In einem Strome von 80 % Kohlensäure und 20 % Sauerstoff keimten nur einige *Mucor*-Sporen und zwar erst am zweiten Tage nach der Aussaat. Die gekeimten Sporen hatten kurze und dicke Mycelfäden gebildet, welche sehr vacuolenreich waren. Die Vacuolen sahen wie Perlenketten aus, wobei sich das Plasma fast nur auf die Wände der Mycelfäden beschränkte. Vom dritten bis zum vierten Tage hatten sich diese Mycelfäden bedeutend erweitert, so dass sie den wiederholt besprochenen Mycelanschwellungen fast ähnlich aussahen (Fig. 5, Taf. VII). Die ungekeimten Sporen blieben fast völlig unverändert; sie waren nur ein wenig angeschwollen.

Nach fünf Tagen waren die meisten Mycelanschwellungen stark gebräunt und theilweise auch geplatzt. Einige hatten sichtlich den Versuch gemacht, auszukeimen, indem sie kurze,

fingerartige Fortsätze gebildet hatten; sie liessen es aber bei diesem augenscheinlich vergeblichen Versuche bewenden, indem das Plasma aus diesen Fortsätzen bald heraustrat und als unförmliche, gebräunte Masse neben den Mycelfäden liegen blieb. Nach einer Woche wurde der Gasstrom abgestellt und der atmosphärischen Luft freier Zutritt gestattet. Die gebräunten Mycelanschwellungen blieben jetzt unverändert, während die ungebräunten nach 1—2 Tagen langsam keimten und Sporangien bildeten. Die ungekeimten Sporen wuchsen sofort aus und bildeten mit der Zeit Sporangien.

In einem Strome von 90 % Kohlensäure und 10 % Sauerstoff fingen sehr wenige, etwa $^1/_{10}$ der ausgesäeten Sporen erst am zweiten Tage an zu keimen und setzten ihre Keimung sehr träge fort. Vom dritten bis zum vierten Tage hatten sich kurze, vacuolenreiche Keimschläuche gebildet, wobei das Plasma durch die grossen Vacuolen fast nur auf einen Wandbeleg beschränkt war. Die ungekeimten Sporen blieben fast unverändert. In den folgenden Tagen waren die Keimschläuche zu den bekannten Mycelauftreibungen mächtig angeschwollen. Die ursprüngliche Keimspore, die in den früheren Versuchen stets wie ein runder Knopf dem Keimschlauche anhaftete, liess sich bei diesen Versuchen nicht mehr an den Keimlingen erkennen. Wie aus der Fig. 6, Taf. VII, ersichtlich ist, waren die Mycelanschwellungen nach und nach so vacuolenreich geworden, dass die zahlreichen, meist runden Vacuolen wie ein Haufen von Ringen aussahen, doch war dabei das wandständige Plasma nicht so auffallend braun geworden wie im vorhergehenden Versuche. Nach einer Woche wurde der Gasstrom abgestellt und das Gasgemisch durch Luft ersetzt. Da nun dieses Mal die vielen ungekeimt gebliebenen *Mucor*-Sporen erfahrungsgemäss bald gekeimt und durch ihre Mycelien den Kulturtropfen angefüllt hätten, so wurden einige der Mycelanschwellungen der gekeimten Sporen aus einer Kultur mittels einer sterilen Platinnadel entnommen und in frisches Pflaumendecoct übertragen, um ihre Keimung besser verfolgen zu können. Es zeigte sich bald, dass die Mycelanschwellungen vom ersten bis zum zweiten Tage im alten Kulturtropfen früher als im frischen Pflaumendecoct keimten und später als die unverändert gebliebenen Sporen Sporangien bil-

deten. Im frischen Pflaumendecoct hatten sich die Mycelanschwellungen Anfangs reichlich vegetativ entwickelt und erst später Sporangien gebildet.

Um festzustellen, ob die Sporen von Mutterpflanzen, die begonnen hatten, sich in einem so hohen Kohlensäuregehalt zu entwickeln, etwa eine gewisse Widerstandsfähigkeit gegenüber der Kohlensäurewirkung erworben hätten, wurden sie demselben Gasgemische wie im vorhergehenden Versuche ausgesetzt. Dabei stellte es sich heraus, dass dieselben im Vergleiche zu normal gebildeten Sporen keine sichtbar nachzuweisende Widerstandsfähigkeit zeigten.

Mit im Wachsthum begriffenem *Mucor*-Mycelium wurde ferner der Versuch ausgeführt, dasselbe einige Stunden lang einem Kohlensäurestrome auszusetzen. Dabei zeigte sich kein bedeutender Unterschied zwischen jüngeren und älteren Mycelien betreffs ihrer Widerstandsfähigkeit gegen die Kohlensäurewirkung. Sobald die Kohlensäure durch Luft ersetzt wurde, vermochte das im Wachsthum sistirte Mycelium sofort weiter zu wachsen und Sporangien zu bilden. Der Versuch wurde auch mit Mycelien ausgeführt, die 24 Stunden nach der Aussaat der Sporen in Luft gewachsen waren. Dieselben wurden 24 Stunden der Einwirkung eines Kohlensäurestromes ausgesetzt, ohne dabei dauernd im Wachsthum aufgehalten zu werden. An den der Einwirkung der Kohlensäure ausgesetzten Mycelien platzten oft einige Fäden und liessen ihren Plasmainhalt austreten, der bald nachher braun wurde. Auffallend war dabei jedoch, dass, sobald diese Fäden der Kohlensäurewirkung entzogen wurden, sie weiter zu wachsen vermochten und Sporangien bildeten.

Aus diesen Versuchen geht hervor, dass die Keimung von *Mucor*-Sporen in reiner Kohlensäure nicht möglich ist, dass sie aber selbst nach dreimonatlichem Verweilen in reiner Kohlensäure vor sich geht, sobald die Kohlensäure durch Luft ersetzt wird. Ein hoher Kohlensäuregehalt der Atmosphäre vermag die Keimung der Sporen und das Wachsthum des Myceliums nicht aufzuheben, ruft im letzteren aber eigenthümliche Veränderungen hervor. Diese zeigen sich namentlich in der Bildung blasiger Mycelanschwellungen, deren Plasma durch mehr oder minder auffällige Vacuolenbildung ausgezeichnet ist. Besonders auffällig wird aber

die Bildung der Sporangien unterdrückt. Sie ist trotz des hohen Sauerstoffgehaltes augenscheinlich nicht möglich, sobald der Kohlensäuregehalt über eine gewisse Grenze hinausgeht.

Auch in diesen Versuchen zeigte sich die hemmende Wirkung der Kohlensäure als eine specifische; denn der beigemengte Sauerstoff hat ja, wie meine Versuche lehrten, einen besonderen, sichtbaren Einfluss weder auf die Keimung der Sporen, noch auf die Entwickelung des Myceliums, selbst wenn er in reinem Zustande in Anwendung kommt.

Auch die *Mucor*-Sporen zeigten gegenüber der Kohlensäurewirkung eine individuell verschiedene Widerstandsfähigkeit. Bei höherem Kohlensäuregehalte (80 und 90 %) vermochten nicht alle Sporen zu keimen, und auch die vielfach besprochenen Mycelanschwellungen verhielten sich verschieden. Die einen gingen unter deutlicher Bräunung des Plasmas zu Grunde, die anderen vermochten länger auszuhalten und bildeten Sporangien, sobald sie der atmosphärischen Luft ausgesetzt wurden. Wie die höheren Organismen, so zeigen auch die niedrigen eine besondere Idiosyncrasie[1]).

Wie sind nun die vielfach besprochenen Mycelanschwellungen aufzufassen, und gelangten sie schon früher zur Beobachtung?

Abnorme Mycelbildungen, welche gewöhnlich als „*Mucor*-Hefen" oder „Kugel-Hefen"[2]) bezeichnet werden, sind bekanntlich auch von Brefeld in seinen *Mucor*-Kulturen beobachtet worden. Brefeld[3]) hält aber diese Bezeichnung für eine thörichte, da die vermeintlichen *Mucor*- oder Kugel-Hefen Chlamydosporen in Oidienform seien. Nach Brefeld (l. c., p. 218) treten die Chlamydosporen bei Kulturen von *Mucor racemosus* in nicht zu dünnen Schichten einer verdünnten Nährlösung dann auf, wenn die Frucht-

1) Claude Bernard meint, dass „la rapidité de l'asphyxie est proportionnée à l'activité respiratoire. Cependant toutes choses égales d'ailleurs, la résistance semble tenir quelquefois à quelque circonstance inhérente à l'individu, à ce que l'on est convenu d'appeler en médecine une idiosyncrasie particulière". Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux, tome II, Paris 1879, p. 190.

2) Jörgensen, Die Mikroorganismen der Gärungsindustrie, III. Aufl., Berlin 1892, p. 85.

3) Brefeld, Untersuchungen aus dem Gesammtgebiete der Mykologie, VIII. Heft, Anmerkung auf p. 222.

anlagen innerhalb der Flüssigkeit an der Bildung eines Fruchtträgers behindert sind. Es treten dann in den Mycelfäden zahlreiche Scheidewände auf, wobei der Inhalt sich in den einzelnen Theilabschnitten auf einen engeren Raum zusammenzieht, um in diesem auch bald durch eine Scheidewand abgegrenzt zu werden. Es finden sich nun durch diese kleine Verschiebung, die allein mit der schlechteren Ernährung, also mit dem geringeren Inhalte in den Fäden zusammenhängt, die Fruchtanlagen nicht mehr in der Oidienform, also in Ketten verbunden, vor, sondern getrennt von einander durch entleerte Myceltheile. In diesem Zustande können die Chlamydosporen so lange überdauern, bis ihnen die Möglichkeit der unmittelbaren Fructification durch die directe Berührung mit der Luft dargeboten wird. Beide Formen sind also nach Brefeld (l. c., p. 221) nichts Anderes als unentwickelte Fruchtträgeranlagen, welche physiologisch den Werth von Sporen angenommen haben, welche gleich Sporen individualisirt werden und direct der Fortpflanzung dienen, indem sie die eigentliche Fructification nicht mehr bilden, also nur vegetativ auskeimen. Das Auftreten von Chlamydosporen bei dem *Mucor racemosus* ist nach Brefeld so constant, dass er diese Gattung mit dem Namen *Chlamydomucor racemosus* belegte.

Die von mir beobachteten Mycelanschwellungen sind von den Chlamydosporen verschieden, morphologisch, weil sie keine bestimmte Gestalt und Grösse haben und sich durch eine eigene Wand von dem übrigen Mycelium nicht abtrennen, systematisch, weil sie bei den Kulturen von *Mucor Mucedo* und nicht bei denen von *Chlamydomucor racemosus* vorkommen, ferner entwickelungsgeschichtlich, weil sie nicht direct zu Sporangienträgern auskeimen, sondern sich erst vegetativ weiter entwickeln, um später Sporangienträger zu bilden.

In der mykologischen Literatur fand ich keine Angabe, die sich auf die in Frage stehenden Mycelanschwellungen bezieht. Nur Eschenhagen[1]) hat gelegentlich seiner Untersuchungen über den Einfluss von Lösungen verschiedener Concentration auf das Wachsthum von Schimmelpilzen eine Erscheinung beobachtet,

1) Eschenhagen, Ueber den Einfluss von Lösungen verschiedener Concentration auf das Wachsthum von Schimmelpilzen, Stolp, 1889, p. 46.

die mit der besprochenen in gewisser Beziehung steht. Eschenhagen beobachtete nämlich, dass Conidien von *Aspergillus niger*, in eine 60procentige Zuckerlösung ausgesäet, noch nach einigen Tagen keine mit blossem Auge wahrnehmbaren *Aspergillus*-Rasen entwickelt hatten. Wenn man aber dieselben Conidien nach 6—8 Wochen untersucht, so bemerkt man bei starker Vergrösserung, dass sie zum Theil gekeimt haben, doch in einer Form, welche von der gewöhnlichen bedeutend abweicht. Während in normalen Kulturen die Sporen auf das Dreifache ihres Volumens etwa anschwellen und sodann zu einem dünneren Faden an irgend einer Stelle auswachsen, wird hier die Sporenhaut gesprengt und der Inhaltskörper wächst in Form einer Kugel auf das Zehn- bis Zwanzigfache des Durchmessers an. Die Kugeln haben homogenes Plasma und stark verdickte Zellwände. Nach einiger Zeit kann das Wachsthum weiter fortschreiten, indem aus der einzelnen Zelle allmählich eine Kette von mehreren Zellen mit acropetal verkleinertem Volumen entsteht. Conidienträger sah der Verfasser nicht entstehen, doch lässt er es dahingestellt, ob solche vielleicht nach Monaten noch gebildet werden. Eine gewisse Aehnlichkeit mit diesen Erscheinungen besitzen nach Eschenhagen die von ihm beobachteten Anschwellungen der Spitze der Scheitelzelle und gewisser Theile der Gliederzellen von Pilzmycelien, welche dann auftreten, wenn das Substrat eine schnelle Concentrationserhöhung erfährt.

In unserem Falle würde die Kohlensäure eben dieselbe Wirkung wie eine concentrirtere Lösung haben. Ich werde im Laufe dieser Mittheilung noch Gelegenheit haben, ähnliche Erscheinungen kennen zu lehren.

Beiläufig mag hier nur noch erwähnt werden, dass Keimlinge von *Mucor stolonifer*, welche einige Stunden lang der Einwirkung eines Kohlensäurestromes ausgesetzt wurden, ebenfalls das Bestreben zeigten, die spitzigen Enden der Mycelfäden abzurunden; ferner, dass Sporen von *Mucor stolonifer* in reiner Kohlensäure nicht zu keimen vermochten, dagegen keimten und sich in normaler Weise entwickelten, nachdem das Gas durch Luft ersetzt worden war. Keimlinge dieses Pilzes zeigten gegenüber der Kohlensäurewirkung eine grössere Widerstandsfähigkeit als die von *Mucor Mucedo;* denn sie platzten und bräunten sich

nicht. Indem man dieselben einem Luft- und Kohlensäurestrom abwechselnd aussetzte, konnte man bei ihnen die Sporangienbildung 14 Tage lang verzögern.

Weit empfindlicher zeigten sich die Sporen von *Mucor racemosus*. Dieselben vermochten bei höherem Kohlensäuregehalte nicht zu keimen. In einem Gemische von 30 % Kohlensäure und 70 % Sauerstoff wurde einmal bei Kulturen dieser *Mucor*-Art die Bildung von echten Oidien in Kettenform beobachtet, wie sie in den Fig. 8 und 9, Taf. VII dargestellt sind. Wurden die Oidien in frisches Pflaumendecoct übertragen, so keimten sie ausserordentlich rasch und trieben einen oder mehrere Keimschläuche, die sich sehr rasch verlängerten (Fig. 10, Taf. VII) und Sporangien bildeten.

Einwirkung der Kohlensäure auf die Vermehrung der Hefe.

In den folgenden Versuchen habe ich nur die Frage in's Auge gefasst, ob reine Kohlensäure die Vermehrung der Hefe zu hemmen vermag, und dabei von der anderen Frage abgesehen, ob zugleich die Gährthätigkeit gehemmt wird.

Meine Aufmerksamkeit lenkte sich zunächst und überhaupt auf die Herstellung absolut reiner Kohlensäure, denn wie aus den Untersuchungen Brefeld's[1]) hervorgeht, vermögen die Hefen auch in Kohlensäure sich zu vermehren, die noch $^1/_{6000}$ ihres Volumens Sauerstoff enthält. Um den beabsichtigten Zweck zu erreichen und die Kohlensäure von jeder Spur von Sauerstoff zu befreien, wurde dasselbe Verfahren in Anwendung gebracht, das Brefeld in seinen Untersuchungen schon eingeschlagen hatte, nämlich die Kohlensäure durch eine Kulturlösung strömen gelassen, die eine reichliche Aussaat von Hefe enthielt. Wie es bekannt ist, hat die Hefe die Eigenschaft, Spuren von Sauerstoff aufzunehmen. Sie ist, wie Brefeld (l. c., p. 509) sagt, ein äusserst feines Reagens auf freien Sauerstoff; denn sie vermag die kleinsten Spuren nachzuweisen und zu entfernen.

Die Versuche wurden von mir so ausgeführt, dass die Kohlensäure durch eine Reihe von Waschflaschen durchgeleitet wurde,

1) Brefeld, l. c., p. 517.

die zu etwa $^2/_3$ mit einer reichlich mit Hefe beschickten zuckerhaltigen Nährlösung gefüllt waren. Ausserdem wurden zwischen je zwei der drei Gaskammern, welche die für die Versuche bestimmte Hefe enthielten, noch je eine Waschflasche mit der gleichen Hefeaussaat eingeschaltet. Diese Flaschen bezweckten die Beseitigung des in den Gaskammern enthaltenen und durch das Zuleiten der Kohlensäure verdrängten Sauerstoffes. Sie enthielten deshalb eine grosse Anzahl von Glasperlen, um die Kohlensäure zur möglichst grossen und langen Berührung mit der Kulturlösung zu zwingen. Den Schluss der ganzen Reihe der Gaskammern und Waschflaschen bildete eine Woulf'sche Flasche, die eine Lösung von indigblausulfosaurem Natrium enthielt und die dazu bestimmt war, kleine Spuren von Sauerstoff bei dauerndem Strome sichtbar zu machen, wie das in dem der Methode gewidmeten Theile dieser Arbeit ausführlich dargestellt wurde.

Das Versuchsmaterial wurde mir freundlichst von Herrn Dr. Lindner, dem Leiter der Abtheilung für Hefereinkultur an der Versuchs- und Lehrbrauerei zu Berlin überlassen.

Die eine der verwendeten Hefearten stammte aus einer Dresdener Brauerei und wird als No. 375 der Sammlung des Laboratoriums der Versuchsbrauerei geführt. Sie ist eine schwach vergährende, untergährige Rasse vom Typus der Saazer Hefe. Ihre weitere Charakteristik wird vom Brauereilaboratorium aus an anderer Stelle gegeben werden.

Die zweite Hefeart, No. 59, stammte aus einer Bierprobe und gehört nicht zur Gattung *Saccharomyces*, weil ihr die Sporenbildung mangelt. In der Gährungstechnik fällt sie unter den Sammelbegriff „*Mycoderma cerevisiae*".

Als Nährlösung wurde die Hayduck'sche Lösung[1]) gebraucht, die schon von Kny[2]) für andere Versuche mit Vortheil angewandt wurde. Dieselbe enthält in 1 l:

100 g Rohrzucker
2,5 „ Asparagin
20 ccm Mineralsalz-Lösung.

---

1) Hayduck, Zeitschrift f. Spiritus-Industrie, 1881, p. 174.

2) Kny, Die Beziehungen des Lichtes zur Zelltheilung bei *Saccharomyces cerevisiae*. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., Bd. II, 1884, p. 129.

Letztere enthielt in 1 l:

50 g saures phosphorsaures Kali (KH_2PO_4)
17 „ krystallisirte schwefelsaure Magnesia ($Mg SO_4$).

Um nicht jedes Mal die ganze Lösung sterilisiren zu müssen, wurden kleine Medicinfläschchen von ca. 20 ccm Inhalt mit der Lösung bis zu halber oder $^2/_3$ Höhe angefüllt und sterilisirt. Nachdem jedes Mal das nöthige Quantum für die Aussaat entnommen worden war, wurde die Lösung nicht weiter gebraucht.

Die Aussaaten der für die Versuche bestimmten Hefen wurden in solchen kleinen Fläschchen vorgenommen. Als sich nach 24 Stunden die Hefen zu Boden gesetzt hatten, wurde die über ihnen stehende Flüssigkeit decantirt, und vom Bodensatz mittels einer sterilisirten Platinnadel ein kleineres Quantum in eines der bezeichneten Medicinfläschchen übergeführt. Die geimpfte Flüssigkeit wurde dann so lange umgeschüttelt, bis eine fast vollständige Isolirung der einzelnen Hefezellen erreicht war. Von dieser Flüssigkeit wurde je ein Tropfen auf den Deckel der benutzten Gaskammern übertragen.

Jede Versuchsreihe dauerte zwölf Stunden, da die Hefe in den Waschflaschen nur eine gewisse Zeit in lebhafter Vegetation beharrt. Dabei stellte es sich heraus, dass nach 2—3 Stunden andauernden Stromes keine Spur mehr von Sauerstoff sich nachweisen liess; dass ferner innerhalb der ersten 4—6 Stunden eine Sprossung einzelner Zellen stattgefunden hatte, dass aber keine Sprossung in der nachfolgenden Zeit vor sich ging, während sie in den Parallelversuchen eine sehr lebhafte war. Wurde der Gasstrom nach zwölf Stunden abgestellt und der Luft der Zutritt gestattet, so vermochten die Hefezellen nach kurzer Zeit sich weiter zu vermehren.

Weit empfindlicher zeigten sich die Zellen von „*Mycoderma cerevisiae*“. Dieselben vermochten in Kohlensäure sich nicht zu vermehren und auch nachdem der Kohlensäurestrom abgestellt war, und das Gas durch Luft ersetzt wurde, blieben die meisten derselben in ihrem Wachsthum gehemmt.

Einwirkung der Kohlensäure auf die Keimung der Pollenkörner und das Wachsthum der Pollenschläuche.

Die zu verwendenden Blüthensprosse wurden des Abends abgeschnitten und in Gläsern an einem Südfenster aufgestellt, um den Pollen am nächsten Morgen in den eben geöffneten Blüthen für die Versuche ernten zu können.

Von den verschiedenen Pollenarten wurden diejenigen bevorzugt, die erfahrungsgemäss eine rasche und sichere Keimung zeigen, um die Versuche in wenigen Stunden, höchstens im Laufe eines Tages, beenden zu können.

Für die Keimung jeder Pollenart wurde erst die Concentration der Rohrzuckerlösung ausprobirt, bei welcher sie am besten erfolgt.

Die Lösungen wurden aus reinem Kandiszucker durch Auflösen bestimmter Gewichtsmengen in Leitungswasser hergestellt. Dieselben wurden alle vier oder fünf Tage erneuert und zwar sowohl diejenigen, die zu Keimungsversuchen bestimmt waren, als die anderen, die zu plasmolytischen Bestimmungen dienen sollten, um sie der Veränderung durch Verdunstung oder der Zersetzung durch Mikroorganismen möglichst wenig auszusetzen.

Für jeden Versuch wurde der Pollen nur aus einer Anthere oder, im Falle eine einzelne nicht genug enthielt, aus mehreren Antheren derselben Blüthe entnommen und in einem Tropfen der betreffenden Zuckerlösung vertheilt. Von diesem Tropfen wurde immer das gleiche Quantum mittels eines mit kleiner Oese versehenen Platindrahtes entnommen und in die Kulturtropfen der gleich concentrirten Zuckerlösung auf die Deckel der Gaskammern übertragen.

Die so beschickten Deckel wurden, damit keine Verdunstung stattfände, möglichst rasch aufgeschraubt und die besäeten Kulturtropfen entweder sofort dem Gas- resp. Luftstrom ausgesetzt oder sich selbst in ruhender Luft überlassen.

Wollte man die Wirkung von Gasen oder Gasgemischen auf das Wachsthum der Pollenschläuche prüfen, so wurden die Kulturen den betreffenden Strömen ausgesetzt, als die Pollenschläuche etwa erst die fünfmalige Länge der Pollenkörner erreicht

hatten, damit der Kulturtropfen von den rasch wachsenden Pollenschläuchen nicht bald ganz eingenommen würde und damit er von den strömenden Gasen oder Gasgemischen besser durchtränkt werden könnte.

Lathyrus latifolius.

Unter den vielen untersuchten Arten boten die Pollenkörner von *Lathyrus latifolius* ein vorzügliches Versuchsobject. Dieselben keimen am besten in einer 15procentigen[1]) Zuckerlösung, vermögen es aber ebensowohl in reinem Wasser wie in einer bis 80 % reichen Zuckerlösung. In letzterer Lösung ist die Keimung eine abnorme, und die Anzahl der gekeimten Pollenkörner beträgt 1—3 %. Die meisten der von mir ausgeführten Aussaaten wurden in einer 15procentigen Zuckerlösung gemacht. Die Pollenkörner begannen in derselben nach 1—2 Stunden kräftige Keimschläuche zu bilden, die sich sehr schnell, meist in geradliniger Richtung fortentwickelten.

Durch Versuche wurde festgestellt, dass Pollenkörner von *Lathyrus latifolius,* in eine 15procentige Zuckerlösung ausgesäet und einem 1—5 Stunden dauernden Strom von reiner Kohlensäure ausgesetzt, nicht keimten, dass sie aber später nach Wiederzutritt atmosphärischer Luft noch keimten und sich normal entwickeln konnten. Wurden die Pollenkörner in Wasser ausgesäet und einem Kohlensäurestrome ausgesetzt, so platzten die meisten unter deutlicher Bräunung des Plasmainhaltes, während die dem Luftstrom ausgesetzten Pollenkörner in normaler Weise weiter keimten[2]). Wurden dagegen die Pollenkörner in eine concentrirte Zuckerlösung ausgesäet, so vermochten sie der

1) Die Procentzahlen geben hier und im Folgenden die auf 100 g Wasser in Lösung gebrachte Zuckermenge an.

2) Seit Bernard de Jussieu (1739) und Needham (1743) herrscht das ziemlich verbreitete Vorurtheil, dass Pollenkörner durch Wasseraufnahme zum Platzen gebracht werden. Abgesehen von unserer an mehreren Pollenarten gemachten Erfahrung, mag hier folgende Bemerkung van Tieghem's gegen dieses Vorurtheil sprechen: „Il y a des grains, ceux du Ricin par exemple, qui n'éclatent pas dans l'eau pure, et qui crèvent, au moins en grand nombre, dans une solution épaisse de gomme arabique. Ce fait montre que l'explication ordinaire de la rupture basée sur l'irruption violente du liquide externe due à sa faible densité relative ne s'applique pas à tous les cas. Recherches physiol. sur la végétation libre du pollen etc. Annales des sciences naturelles, V. série, 1869, p. 312.

Kohlensäurewirkung um so länger zu widerstehen, je concentrirter die Lösung war. In drei Kammern wurden Pollenkörner in einer 50procentigen Zuckerlösung ausgesäet und einem Kohlensäurestrome 24 Stunden lang ausgesetzt. Von den drei Kammern waren die zwei ersten trocken, d. h. ohne Wasser am Boden, die dritte dagegen war in der gewöhnlichen Weise zu einer feuchten gemacht. Nach 24 Stunden hatte kein Pollenkorn in sämmtlichen drei Kammern gekeimt. Während aber die Pollenkörner in den trockenen Kammern intact und anscheinend gesund geblieben waren, waren sie in der feuchten Kammer sämmtlich geplatzt und gebräunt. Das beweist, dass der Tropfen der Zuckerlösung in dieser letzten Kammer durch Verdunstung des am Boden befindlichen Wassers diluirt worden war und die in ihm enthaltenen Pollenkörner durch die Kohlensäure zum Platzen gebracht wurden. Einige Stunden (4—6), nachdem die Kohlensäure durch Luft ersetzt worden war, hatten viele Pollenkörner in den Trockenkammern gekeimt, einige waren auch zerplatzt.

Um festzustellen, ob eingetretene Keimung durch Kohlensäure sistirt wird, wurden Pollenkörner in zwei Reihen von Kammern in je einem Tropfen 15procentiger Zuckerlösung ausgesäet und eine Stunde lang in atmosphärischer Luft belassen. Nach dieser Zeit wurde durch eine Reihe von Kammern Luft, durch die andere reine Kohlensäure zwei Stunden lang durchgeleitet. In der ersten Reihe setzten die Pollenkörner ihre Keimung ungestört fort, während dieselbe in der zweiten sistirt wurde. Nach zwei Stunden wurden die Luft- und Kohlensäureströme eingestellt und die Kohlensäure durch Luft ersetzt. Die Pollenkörner konnten jetzt in der zweiten Reihe ungestört weiter keimen und die Keimung in normaler Weise zu Ende bringen; doch waren vorher viele Körner gebräunt und geplatzt.

Um die Einwirkung der Kohlensäure auf in Wachsthum begriffene Pollenschläuche zu untersuchen, wurden Pollenkörner in zwei Reihen von Kammern in je einem Tropfen 15procentiger Zuckerlösung ausgesäet und drei Stunden lang in atmosphärischer Luft belassen. Nach dieser Zeit wurde die eine Reihe einem Luftstrome, die andere einem Kohlensäurestrome ausgesetzt. In der ersten Reihe setzten die Pollenschläuche ihr Wachsthum ungestört fort, in der zweiten dagegen fingen die Keimschläuche

schon nach 15 Secunden an, an der Spitze zu platzen und liessen den Plasmainhalt heftig durch dieselbe austreten. In 2—4 Minuten waren fast alle Keimschläuche geplatzt.

Um die Einwirkung von Kohlensäure bei verschiedenen Verdünnungsgraden mit Sauerstoff auf die Keimung der Pollenkörner und das Wachsthum der Pollenschläuche zu untersuchen, wurden verschiedene Gemische von Kohlensäure und Sauerstoff hergestellt. Dabei stellte es sich heraus, dass eine Mischung von 10 % Kohlensäure und 90 % Sauerstoff eine beschleunigende Wirkung auf die Keimung auszuüben scheint; denn die Pollenkörner keimten in solcher Mischung zahlreicher und besser als in atmosphärischer Luft. Die in atmosphärischer Luft gebildeten Pollenschläuche platzten in dieser Mischung nicht, wenn auch dieselbe mehrere Minuten lang durch die Kammern geleitet wurde.

Eine Mischung von 20 % Kohlensäure und 80 % Sauerstoff schien ebenfalls auf die Keimung eine stimulirende Wirkung auszuüben, doch war dieselbe nicht so auffällig wie im vorhergehenden Falle. Die in atsmosphärischer Luft gekeimten Pollenkörner platzten in dieser Mischung nicht.

Ein Gemisch von 30 % Kohlensäure und 70 % Sauerstoff wirkte auf die Keimung nicht sehr günstig. In derselben hatten die Pollenkörner fast alle gekeimt, doch war ihr Wachsthum nicht so weit fortgeschritten wie bei denen, welche in atmosphärischer Luft gekeimt hatten. Dieses Gemisch war nicht im Stande, die in atmosphärischer Luft gekeimten Körner zum Platzen zu bringen.

Ein Gemisch von 40 % Kohlensäure und 60 % Sauerstoff beeinträchtigte die Keimung der Pollenkörner. Dieselben vermochten in einer solchen Mischung immer noch zu keimen; doch war die Länge der Keimschläuche nach vier Stunden $^1/_5$—$^1/_4$ derjenigen, welche in atmosphärischer Luft gekeimt hatten. Ferner waren viele Pollenkörner in dieser Mischung gebräunt und geplatzt. Diese Mischung brachte einzelne Keimschläuche der in atmosphärischer Luft gekeimten Pollenkörner nach 1—2 Stunden zum Platzen; doch war die Anzahl derselben nicht sehr gross.

In einem Gemische von 50 % Kohlensäure und 50 % Sauerstoff keimten die Pollenkörner in sehr geringer Anzahl und sehr spät, so dass die Keimschläuche erst nach fünf Stunden die

Länge erreichten, welche in atmosphärischer Luft gebildete Keimschläuche in zwei Stunden erreicht hatten. Dieses Gasgemisch brachte die Keimschläuche der in atmosphärischer Luft gekeimten Pollenkörner in $1\frac{1}{2}$—3 Minuten zum Platzen.

Die Keimung wurde in Mischungen von 60% Kohlensäure und 40% Sauerstoff und von 70% Kohlensäure und 30% Sauerstoff mehr und mehr verzögert.

In einem Gemische von 75% Kohlensäure und 25% Sauerstoff keimten die Pollenkörner nicht mehr, sondern bildeten nur kleine Protuberanzen nach Art von „Appressorien". Viele darunter platzten und bräunten sich. Dieses Gasgemisch brachte die Keimschläuche der in atmosphärischer Luft gekeimten Pollenkörner in 1—2 Minuten zum Platzen.

Um festzustellen, ob bei dem Platzen der Pollenkörner und der Keimschläuche die durch die strömenden Gase hervorgerufenen Erschütterungen ursächlich betheiligt sind, wurde durch eine Reihe von Kammern mit grosser Geschwindigkeit Luft geleitet, eine zweite Reihe in Ruhe belassen. Obwohl der Unterschied zwischen beiden Reihen von Kammern nicht sehr auffallend war, schienen doch die Pollenkörner in strömender Luft besser und zahlreicher gekeimt zu haben als in ruhender Luft.

Die erste Reihe von Kammern wurde nun einem Sauerstoffstrome fünf Minuten lang ausgesetzt, welcher mit gleicher Geschwindigkeit wie der vorhergehende Luftstrom hindurchging. Nach fünf Minuten waren nur ein Paar Keimschläuche geplatzt. Hierauf wurde noch fünf Minuten lang Kohlensäure mit derselben Geschwindigkeit wie Sauerstoff durchgeleitet. Dieses Mal fingen die Pollenschläuche nach einer Minute an zu platzen, und nach fünf Minuten Strömung waren nur wenige intact geblieben.

Diese Versuche wurden vielfach wiederholt und führten immer zu demselben Resultate.

Keimschläuche von Pollenkörnern, welche in strömender Luft gekeimt und zwei Stunden lang in derselben verweilt hatten, platzten ebenfalls in reiner Kohlensäure nach 20 Secunden. Nachdem die Strömung fünf Minuten gedauert hatte, waren alle geplatzt.

Keimschläuche von in ruhender Luft gekeimten und daselbst zwei Stunden lang verbliebenen Pollenkörnern platzten in einem fünf Minuten dauernden Luftstrome nicht. Wurde nun fünf Minuten

lang ein Kohlensäurestrom durchgeleitet, so platzten sie schon in den ersten 30 Secunden.

In einem Strome reinen Wasserstoffes keimten 3—10 % der in einer 15procentigen Zuckerlösung ausgesäeten Pollenkörner und bildeten fast normale Pollenschläuche. Dieselben platzten nach und nach, sobald sie innerhalb 1—2 Stunden die 2—4malige Länge der Längsachse des Pollenkornes erreicht hatten. Wurde der Wasserstoffstrom noch einige Stunden lang fortgesetzt, so wurde das Längenwachsthum der Keimschläuche retardirt oder ganz sistirt, wenn auch ein Theil derselben nicht platzte.

Was die Erscheinung des Platzens betrifft, so mag hier erwähnt werden, dass demselben fast immer eine Streckung der betreffenden Pollenschläuche voranging. Bei den meisten derselben machte die Streckung den Eindruck einer Pendelbewegung, während welcher das Pollenkorn relativ fest lag. Besonders war die Erscheinung auffällig bei stark in die Länge gewachsenen Schläuchen. Bald nachdem die Streckbewegung begonnen hatte, wurde der Plasmainhalt heftig herausgeschleudert.

Hatten die Pollenschläuche die 4—6malige Länge der Längsachse des Pollenkornes erreicht und waren sie in dem Tropfen spärlich ausgesäet, so dass sie von den umliegenden Pollenschläuchen in ihrer Bewegung nicht behindert wurden, so wirkte der Rückstoss beim Platzen naturgemäss in der Tangentenrichtung zur Krümmung des Schlauches. Das Pollenpflänzchen bewegte sich in Folge dessen um das Korn wie um einen festeren Mittelpunkt. Das aus der Spitze austretende Plasma erschien als bogiger Streif, gleichsam die Bahn der Rückstossbewegung aufzeichnend. War der Schlauch an solcher Bewegung behindert, vermochte der Rückstoss z. B. nicht seitliche Verschiebungen des Schlauches zu bewirken, so wich das ganze Korn zurück, und der austretende Plasmainhalt bildete einen zickzackförmigen Streif, welcher mit beträchtlicher Breitenausdehnung beginnend allmählich schmäler und schmäler wurde, wie eine aus einer Schlotöffnung ausgetretene Rauchgarbe.

Das Platzen erfolgte je nach der Concentration der Nährlösung mehr oder minder heftig. Man konnte die Intensität der Erscheinung dadurch herabmindern, dass man die Concentration

der Nährlösung entsprechend erhöhte. In 50procentiger Zuckerlösung gekeimte, oder in 15procentiger Lösung gekeimte und dann in eine 50procentige übertragene und in derselben nicht plasmolysirte Pollenschläuche platzten nicht mehr, wenn sie einem Strome reiner Kohlensäure ausgesetzt wurden.

Das Platzen der Pollenschläuche erfolgte gewöhnlich nahe der fortwachsenden Spitze. Bemerkenswerth ist aber hierbei, dass die Rissstelle nicht den Scheitel des gerundeten Endes einnahm. Der Durchbruch des austretenden Plasmas fand gewöhnlich an einer Seite der Scheitelwölbung statt, etwa da, wo die Grenzregion zwischen der gerundeten Kuppe und dem cylindrischen Theile des Keimfadens liegt.

Nachdem das Platzen der Pollenschläuche von *Lathyrus latifolius* als eine constante, durch die Kohlensäure hervorgerufene Erscheinung sich erwiesen hatte, lag es nahe, durch Versuche festzustellen, ob andere Pollenarten der Kohlensäure gegenüber ein gleiches Verhalten zeigten und, im Falle der Uebereinstimmung der Erscheinungen, nach der Ursache zu suchen.

Die Versuche wurden zunächst auf den Pollen anderer *Lathyrus*-Arten, dann auf denjenigen anderer Leguminosen ausgedehnt. Abgesehen von unbedeutenden Abweichungen, zeigten dabei *Lathyrus tuberosus*, *L. silvestris*, *L. platyphyllus* und *L. odoratus* das gleiche Verhalten.

Vicia Faba.

Die Pollenkörner von *V. Faba* keimten am besten in einer 10procentigen Zuckerlösung. In einer solchen ausgesäet und einem Strome reiner Kohlensäure ausgesetzt, platzten die Pollenkörner schon nach etwa 30 Secunden und liessen den Inhalt durch die kleine Protuberanz austreten, die als der erste Anfang des Keimschlauches anzusehen ist. Leitete man die Kohlensäure fünf Minuten lang durch die Kammern, so platzte ein grosser Theil der Körner, doch viele der übrigen unversehrt gebliebenen vermochten, sobald die Kohlensäure durch Luft ersetzt wurde, auszukeimen und die Keimung ungestört fortzusetzen. Leitete man dagegen die Kohlensäure 15—20 Minuten lang durch die

Kammern, so platzten die meisten Pollenkörner, und die wenigen unversehrt gebliebenen keimten gewöhnlich nicht mehr, oder wenn sie keimten, setzten sie ihre Keimung in sehr träger Weise fort.

Reine Kohlensäure brachte die Keimschläuche der in atmosphärischer Luft gekeimten und daselbst 1—2—3 Stunden verbliebenen Pollenkörner nach 15, zuweilen auch nach 10 Secunden zum Platzen. Durch vergleichende Versuche konnte man aber mit Bestimmtheit nicht feststellen, ob jüngere oder ältere Keimschläuche gegenüber der Kohlensäurewirkung mehr oder minder empfindlich waren.

In einem Strome von reinem Sauerstoff keimten die Pollenkörner ebenso gut, wenn auch nicht besser, als in atmosphärischer Luft. Reiner Sauerstoff brachte die Keimschläuche der in atmosphärischer Luft gekeimten und in derselben 1—2—3 Stunden verbliebenen Pollenkörner nicht zum Platzen.

Um die Einwirkung der Kohlensäure bei verschiedenen Verdünnungsgraden mit dem Sauerstoff auf die Keimung der Pollenkörner und die Entwickelung der Keimschläuche zu untersuchen, wurden verschiedene Gemische beider Gase hergestellt.

In einem Gemische von 10 % Kohlensäure und 90 % Sauerstoff vermochten die Pollenkörner zu keimen, doch blieben die Schläuche in ihrem Wachsthum zurück. Viele platzten und bräunten sich. Diese Mischung brachte die Keimschläuche des Parallelversuches auch zum Platzen, doch erst nach fünf Minuten dauernden Stromes.

Ein Gemisch von 20 % Kohlensäure und 80 % Sauerstoff brachte einige Pollenkörner nach 2—3 Minuten zum Platzen. Die übrigen vermochten nicht zu keimen, wenn sie auch bis drei Stunden lang in einem Strome dieser Gasmischung verweilten. Dabei bildeten sie 1—3 kleine, abgeflachte Protuberanzen nach Art von Appressorien. Dieses Gasgemisch brachte die meisten Schläuche der in atmosphärischer Luft gekeimten und daselbst drei Stunden verbliebenen Pollenkörner nach einer Minute zum Platzen; doch waren nach fünf Minuten dauernden Stromes ungefähr $^1/_3$ der gesammten Pollenkörner intact geblieben.

Ein Gemisch von 30 % Kohlensäure und 70 % Sauerstoff war ebenfalls der Keimung ungünstig. Die Pollenkörner bildeten

1—3 abgeflachte Protuberanzen, welche nach einiger Zeit an der Spitze platzten und den Inhalt austreten liessen. Dieses Gemisch brachte die meisten Pollenschläuche des Parallelversuches, welche zwei Stunden in strömender, atmosphärischer Luft geblieben waren, nach 20 Secunden zum Platzen, doch waren nach fünf Minuten dauernden Ueberleitens nicht alle geplatzt.

In einem Gemische von 50 % Kohlensäure und 50 % Sauerstoff vermochten nur wenige Pollenkörner Protuberanzen zu bilden. Viele Körner platzten und bräunten sich. Wenn der Gasstrom nach einer Stunde eingestellt und das Gasgemisch durch Luft ersetzt wurde, so keimten die intact gebliebenen Körner nicht mehr. Dieses Gemisch brachte die Keimschläuche der in atmosphärischer Luft gekeimten und daselbst zwei Stunden lang verbliebenen Pollenkörner schon nach 10—15 Secunden zum Platzen. Nach fünf Minuten dauernden Ueberleitens waren alle geplatzt. Die Keimschläuche von Pollenkörnern, welche in atmosphärischer Luft gekeimt und daselbst drei Stunden lang geblieben waren, fingen nach 15—20 Secunden an zu platzen, waren aber nach fünf Minuten dauernden Ueberleitens nicht sämmtlich geplatzt.

Ein Gemisch von 80 % Kohlensäure und 20 % Sauerstoff brachte die Pollenkörner nach 3—5 Minuten dauernden Ueberleitens zum Platzen. Dasselbe Gasgemisch brachte einzelne Keimschläuche der in atmosphärischer Luft gekeimten und daselbst drei Stunden lang verbliebenen Pollenkörner nach 15—20 Secunden zum Platzen, doch waren nach fünf Minuten Strömung alle geplatzt.

Ein Gemisch von 90 % Kohlensäure und 10 % Sauerstoff brachte die Pollenkörner nach 15 Secunden zum Platzen. Dasselbe Gemisch brachte einzelne Keimschläuche der in atmosphärischer Luft gekeimten und daselbst zwei Stunden lang verbliebenen Pollenkörner nach 15 Secunden zum Platzen. Nach fünf Minuten dauernden Ueberleitens waren alle geplatzt.

Im Vergleiche zu dem Pollen von *Lathyrus*-Arten zeigte sich derjenige von *Vicia Faba* weit empfindlicher. In einem Kohlensäurestrome platzten nicht nur die Keimschläuche, sondern auch die Pollenkörner. Ein gleiches Verhalten zeigte der Pollen von *Vicia villosa*.

Ononis rotundifolia.

Die Pollenkörner keimten am besten in einer 10—15procentigen Zuckerlösung und bildeten innerhalb zweier Stunden dünne, geradlinige Keimschläuche, die in einem Strome reiner Kohlensäure nach 20—30 Secunden zum Platzen gebracht wurden. Die wenigen unversehrt gebliebenen Pollenschläuche schwollen auffallender Weise an der Spitze kugelig an und vermochten in einzelnen Fällen auch ihr Längenwachsthum weiter fortzusetzen und dabei birnförmige Gestalt anzunehmen, wenn die Kohlensäure noch eine Stunde lang langsam durchgeleitet wurde. Wurde dagegen die Kohlensäure durch Luft ersetzt, so trieben die kugeligen Anschwellungen wieder fadenförmige Schläuche aus.

Aehnlich verhielt sich der Pollen von *Ononis spinosa* und *O. hircina*.

Colutea arborescens.

Die Pollenkörner keimten am besten in einer 20procentigen Zuckerlösung und bildeten innerhalb zweier Stunden kräftige, meist geradlinige Keimschläuche, welche in einem Kohlensäurestrome nach zehn Secunden zum Platzen gebracht wurden. Das Platzen erfolgte bei diesen Pollenschläuchen in so heftiger Weise, dass die Pollenkörner durch den Rückstoss in eine drehende, fast wirbelnde Bewegung versetzt wurden. Ausgebildete Keimschläuche wurden durch einen Strom Kohlensäure nicht zum Platzen gebracht.

Coronilla varia.

Die Pollenkörner keimten am besten in 15procentiger Zuckerlösung und bildeten lange, oft korkzieherförmig gewundene Keimschläuche. In einem Strome reiner Kohlensäure fingen dieselben nach 30 Secunden an zu platzen, doch zeigten die korkzieherartigen Pollenschläuche eine grössere Widerstandsfähigkeit. Letztere platzten nach 1—3 Minuten dauernden Ueberleitens.

Lotus corniculatus.

Die Pollenkörner keimten in einer 15procentigen Zuckerlösung und bildeten dünne, meist geradlinige Keimschläuche, die

durch einen Kohlensäurestrom nach 20—30 Secunden zum Platze gebracht wurden.

Lupinus luteus.

Die Pollenkörner keimten in einer 10procentigen Zucke lösung. Die Keimschläuche wurden durch einen Kohlensäur strom nach 20 Secunden zum Platzen gebracht.

Pisum sativum.

Die Pollenkörner keimten in einer 10procentigen Zucker lösung und bildeten dünne, meist geradlinige Keimschläuche, di durch einen Strom reiner Kohlensäure nach 15 Secunden zun Platzen gebracht wurden.

Nachdem es sich herausgestellt hatte, dass die Pollenschläuche der Leguminosen durch die Kohlensäure zum Platzen gebracht werden, wurde das Verhalten des Pollens andere Blüthenarten näher untersucht.

Tradescantia virginica.

Die ellipsoidischen Pollenkörner keimten in reinem Wasser. ebenso in einer bis 30procentigen. am besten aber in 15procentiger Zuckerlösung. und trieben aus einem ihrer Enden. selten aus beiden. noch seltener aber aus einer mittleren Zone kräftige Keimschläuche. die innerhalb einer Stunde beträchtliche Länge erreichten.

In einem Strome reiner Kohlensäure vermochten viele Pollenkörner. wenn sie in einer 15procentigen Zuckerlösung ausgesäet wurden. zu keimen und an einem oder an beiden Enden kugelige mit weiten Vacuolen versehene Schlauchanfänge zu bilden. Wurd der Kohlensäurestrom nach drei Stunden eingestellt und di Kohlensäure durch Luft ersetzt. so keimten viele Pollenkörne weiter und bildeten normale Pollenschläuche.

Wurden die Pollenkörner in reinem Wasser ausgesäet un dann einem Kohlensäurestrome ausgesetzt. so platzten die meiste unter sehr intensiver Bräunung des Plasmainhaltes. Die unver

sehrt gebliebenen Körner bräunten sich gleichfalls sehr stark und hatten ihre Keimfähigkeit bei Luftzutritt eingebüsst, selbst wenn der Kohlensäurestrom nur zwei Stunden auf dieselben einwirkte.

Wurden die in 15procentiger Zuckerlösung keimenden Pollenkörner eine halbe Stunde nach ihrer Aussaat einem Kohlensäurestrome ausgesetzt, so platzten die meisten Pollenschläuche in wenigen Secunden, und nach 1—2 Minuten anhaltendem Strome war kaum noch einer unversehrt geblieben. Wurden in 15procentiger Zuckerlösung keimende Pollenkörner ebenfalls eine halbe Stunde nach der Aussaat einem Gasstrome von 80 % Luft und 20 % Kohlensäure ausgesetzt, so wurden auch hier die meisten Pollenschläuche zum Platzen gebracht, die übrigen aber schwollen an der Spitze kugelig an. Das Verhalten dieser letzteren war nun beim weiteren Ueberleiten des Gasgemisches verschieden; entweder platzten sie einer nach dem anderen, oder sie setzten ihr Längenwachsthum fort, indem die kugeligen Anschwellungen birnförmig oder cylindrisch auswuchsen, wobei der Plasmainhalt durch grosse Vacuolen eingenommen wurde.

Wurden die beiden vorhergehenden Versuche in gleicher Weise ausgeführt, nur mit dem Unterschiede, dass die Gase statt eine halbe, eine ganze Stunde nach der Aussaat übergeleitet wurden, die Gase also zu einer Zeit einwirkten, wo die kräftigen Keimschläuche ihr Längenwachsthum noch nicht beendet hatten, so brachten beide Gasströme die Pollenschläuche fast ausnahmslos zum Platzen. Diese Wirkung trat aber bei dem Ueberleiten der reinen Kohlensäure beträchtlich schneller ein, als bei dem Ueberleiten des Gasgemisches. Nur einige wenige Schläuche vermochten an der Spitze anzuschwellen und sich einige Minuten lang unversehrt zu erhalten; nach und nach trat aber auch bei ihnen das Platzen ein. Wurde der Kohlensäuregehalt der Luft auf 10 bezw. auf 5 % herabgemindert, so wurden die Pollenschläuche ebenfalls zum Platzen gebracht. Nur sehr wenige schwollen an der Spitze kugelig an und vermochten sich einige Minuten lang unversehrt zu erhalten. Auffallend war dabei, dass einige der so aufgetriebenen Pollenschläuche eine weite Vacuole in der aufgetriebenen Spitze zeigten.

In einem Strome reinen Wasserstoffes (d. h. so rein, wie

er sich herstellen liess) vermochten nur wenige (1—5 %) der ausgesäeten Pollenkörner zu keimen und nach drei Stunden Keimschläuche zu bilden, die höchstens die doppelte Länge der Längsachse der Körner erreichten. Einige bildeten an einem, einige wenige an beiden Enden kugelige Auftreibungen, ohne einen fadenförmigen Schlauch hervorzubringen. Wurde der Wasserstoffstrom nach drei Stunden eingestellt, so vermochten nur sehr wenige der ungekeimten Pollenkörner noch auszukeimen. Auf bereits gebildete Pollenschläuche hatte der Wasserstoff keinen Einfluss.

Lobelia syphilitica.

Die Pollenkörner keimten in dunstgesättigter Luft sowie in Zuckerlösungen verschiedener Concentration. Am günstigsten erwies sich eine 10procentige Zuckerlösung. In dieser bildeten sich kräftige Keimschläuche, die bisweilen in korkzieherähnlichen Windungen wuchsen.

Die in Zuckerlösung gebildeten Keimschläuche wurden durch reine Kohlensäure in 20—30 Minuten zum Platzen gebracht. Das Platzen ging sehr langsam vor sich und erfolgte nicht in so heftiger Weise wie bei den Pollenschläuchen von *Lathyrus latifolius.*

Die in dunstgesättigter Luft gebildeten Pollenschläuche waren im Vergleiche zu denen, die sich in Zuckerlösung entwickelt hatten, bedeutend dünner und schmächtiger und platzten nicht, wenn sie einem Kohlensäurestrome ausgesetzt wurden.

Reseda alba.

Die Pollenkörner keimten am besten in einer 10procentigen Zuckerlösung und bildeten innerhalb zwei Stunden kräftige Keimschläuche, welche durch einen Kohlensäurestrom zum Platzen gebracht wurden. Das Platzen erfolgte bei diesen Pollenschläuchen sehr langsam und erst nach einigen Minuten. Aeltere Keimschläuche wurden nicht zum Platzen gebracht.

In reiner Kohlensäure vermochten die Pollenkörner nicht zu keimen. Wurde der Kohlensäurestrom nach fünf Stunden eingestellt und das Gas durch Luft ersetzt, so keimten die

nicht geplatzten Pollenkörner sofort und bildeten normale Pollenschläuche.

Nicotiana Tabacum.

Die Pollenkörner keimten in 10procentiger Zuckerlösung, und die Pollenschläuche wurden durch einen Strom reiner Kohlensäure grösstentheils zum Platzen gebracht. Einige schwollen an der Spitze kugelig an, doch platzten diese ebenfalls nach einigen Minuten und liessen den Plasmainhalt fadenförmig heraustreten. Derselbe wurde bald sehr intensiv braun.

Ein ähnliches Verhalten zeigte der Pollen von *Nicotiana rustica.*

Veronica paniculata.

Die Pollenkörner keimten am besten in einer 10procentigen Zuckerlösung und bildeten innerhalb zweier Stunden geradlinige, dünne Keimschläuche, welche, einem raschen Kohlensäurestrome ausgesetzt, nach wenigen Secunden platzten und den Plasmainhalt in Form eines dünnen Fadens aus der Spitze austreten liessen.

Wurde dagegen der Gasstrom langsam übergeleitet, so dass die Kohlensäure nur blasenweise in die Gaskammern gelangte, ohne aus denselben die atmosphärische Luft ganz auszutreiben, so trat hier eine eigenthümliche, schon bei anderen Pollenschläuchen beobachtete Erscheinung auf. Die Pollenschläuche schwollen nämlich an der Spitze zu einer sehr regelmässigen Kugel an, um dann entweder nach einigen Minuten zu bersten, oder sich bis eine Stunde lang unversehrt in der Kohlensäure zu erhalten. Wurde der Kohlensäurestrom so lange übergeleitet, so zeigte sich in der aufgetriebenen Spitze vieler Keimschläuche eine weite Vacuole, die zuweilen den grösseren Theil der ganzen Anschwellung ausfüllte (Fig. 15, Taf. VII). Wurde der Kohlensäurestrom unterbrochen und das Gas durch Luft ersetzt, so keimten die Anschwellungen nach etwa einer Stunde von Neuem aus, den alten Schlauch entweder in der früheren (Fig. 12, Taf. VII) oder in einer anderen Richtung fortsetzend (Fig. 13, 14, Taf. VII). Dabei schien die Art der Vertheilung des in der Anschwellung angesammelten Protoplasmas eine Rolle zu spielen; denn der zweite Keimschlauch wurde gewöhnlich dort ausge-

trieben, wo mehr Plasma der Wand der aufgetriebenen Kugel anlag. War die Kugel so vollständig durch eine Vacuole ausgefüllt, dass sich kein Plasmabeleg mehr in ihr erkennen liess, so fand eine zweite Keimung nicht mehr statt.

Der zweite Keimschlauch wuchs gewöhnlich sehr rasch. Man könnte sagen, dass die Schnelligkeit des Wachsthums ungefähr doppelt so gross als die des ersten Keimschlauches war. Hatte der zweite Keimschlauch eine gewisse Länge erreicht, so konnte man bei demselben eine zweite Anschwellung veranlassen, indem man die Kulturen einem erneuten Kohlensäurestrome aussetzte. Man konnte auf diese Weise eine beliebige Anzahl von Anschwellungen durch wiederholten Wechsel des Gasstromes hervorrufen; es war nur nothwendig, die Geschwindigkeit des Kohlensäurestromes zu reguliren und dieselbe allmählich so zu steigern, dass die Anschwellungen nicht zum Platzen gebracht wurden (Fig. 13 und 14, Taf. VII).

Wandte man anstatt reiner Kohlensäure ein Gemisch von Luft mit 20—30 % Kohlensäure an, so platzten ebenfalls die meisten Pollenschläuche; die übrigen schwollen an der Spitze kugelig an, ohne weiter zu wachsen, oder sie setzten ihr Längenwachsthum fort, indem sie erst birnförmige Gestalt annahmen, um nach und nach in die Fadenform überzugehen. Aehnliches Verhalten zeigten die Pollenschläuche von *Veronica nodosa* und *V. longifolia*.

Aus diesen Untersuchungen geht hervor, dass die Pollenschläuche anderer Blüthenpflanzen der Kohlensäure gegenüber dasselbe Verhalten wie diejenigen der Leguminosen zeigten.

Als Besonderheit ergab sich, dass die intact gebliebenen Pollenschläuche an der Spitze kugelig anschwollen, um bei fortgesetzter Wirkung der Kohlensäure ebenfalls zu platzen. Um die letztere Erscheinung näher zu untersuchen, wurden noch andere Arten zum Vergleich herangezogen.

Digitalis lutea.

Die Pollenkörner von *Digitalis lutea* keimten am besten in einer 10procentigen Zuckerlösung und bildeten kräftige, geradlinige Keimschläuche.

In reiner Kohlensäure vermochten viele Pollenkörner zu keimen und einen oder mehrere kurze, blasige Keimschläuche zu bilden, welche auffallend weite Vacuolen zeigten. Die Schläuche platzten ungleichzeitig innerhalb 1—2 Stunden und liessen einen Theil ihres Plasmainhaltes langsam austreten. Zwei Stunden nach der Aussaat waren sämmtliche Pollenkörner und Schläuche geplatzt.

In reinem Wasserstoff vermochten viele Pollenkörner auch zu keimen. Das Wachsthum der Keimschläuche wurde jedoch nach verhältnissmässig kurzer Zeit sistirt, ohne dass ein Platzen eintrat.

Wurden die in Luft gebildeten Pollenschläuche etwa zwei Stunden nach ihrer Aussaat einem langsamen Kohlensäurestrome ausgesetzt, so schwollen sie an der Spitze kugelig an. Die Anschwellung machte sich nach zehn Minuten bemerkbar und erreichte innerhalb 30 Minuten ihre grössten Dimensionen. Wurde der Kohlensäurestrom beschleunigt oder noch länger fortgesetzt, so traten in den aufgetriebenen Kugeln und selbst in den Pollenschläuchen zahlreiche Vacuolen auf. Bisweilen wurde eine Anschwellung von einer Vacuole fast ganz erfüllt. Liess man die Kulturen der Kohlensäurewirkung noch länger ausgesetzt, so fand ein Platzen der aufgetriebenen Pollenschläuche unter deutlicher Bräunung des Plasmainhaltes statt. Wurden dagegen die aufgetriebenen Keimschläuche wieder der Luft ausgesetzt, so vermochten die meisten, sofern das Plasma noch nicht durch seine vacuolige Beschaffenheit die störende Wirkung der Kohlensäure verrieth, weiter zu keimen und sich normal zu entwickeln. Die erneut auftretende Keimung der aufgetriebenen Kugeln, die ich als Nachkeimung bezeichnen möchte, erfolgte gewöhnlich innerhalb 30—60 Minuten und ging sehr rasch vor sich. Es machte den Eindruck, als ob die Wachsthumshemmung durch die Beschleunigung der Entwickelung wieder ausgeglichen werden sollte. Der neue Keimschlauch wurde entweder in der Fortsetzung des alten oder in irgend einer beliebigen anderen Richtung ausgetrieben. Er wurde gewöhnlich dort ausgetrieben, wo die grössere Plasmamasse die Wand der von einer Vacuole durchsetzten Kugel auskleidet. Wurde die Kugel durch die Vacuole fast ganz erfüllt, so trat der Keimschlauch an einer zwischen dem Pollen-

korn und der Kugel liegenden Stelle unterhalb der Kugel hervor (Fig. 16, Taf. VII), oder das alte Pollenkorn trieb, wahrscheinlich in Folge des durch die Kohlensäure ausgeübten und noch thätigen Reizes, einen zweiten Keimschlauch aus (Fig. 17, Taf. VII).

War die Nachkeimung weiter fortgeschritten, so konnte man an demselben Schlauch eine zweite Anschwellung hervorrufen, indem man die Kulturen von Neuem einem Kohlensäurestrome aussetzte.

Wurde eine und dieselbe Kultur der Kohlensäurewirkung wiederholt ausgesetzt, so schien eine Accommodation der Pollenschläuche an die Kohlensäurewirkung einzutreten; denn die nach der ersten Exposition unversehrt gebliebenen Pollenschläuche neigten bei wiederholtem Wechsel des Gasstromes nicht mehr so stark zum Platzen. Auffallend war dabei, dass das Plasma nach und nach eine körnige Beschaffenheit annahm, die in den älteren Schlauchabschnitten besonders deutlich hervortrat, während die eben ausgetriebenen Keimschläuche der Nachkeimung wie gewöhnlich ein stark lichtbrechendes Plasma zeigten.

Um das Auftreten von Anschwellungen an ungleichaltrigen Pollenschläuchen zu untersuchen, wurden verschiedene Versuche angestellt.

Zunächst wurden Pollenkörner in einer 10procentigen Zuckerlösung ausgesäet und in Ruhe belassen. Eine Stunde nach der Aussaat wurde durch die Kammern ein schwacher Kohlensäurestrom durchgeleitet. In 5—10 Minuten fingen die Pollenschläuche an, sich an der Spitze kugelig zu erweitern; einzelne platzten. Zugleich zeigten sich Vacuolen erst im unteren Theile der Pollenschläuche, dann auch gegen den Scheitel hin. Die Schläuche wurden in ihrem Längenwachsthum aufgehalten und platzten nach und nach.

Sodann wurden Pollenkörner in einer 10procentigen Zuckerlösung ausgesäet und in atmosphärischer Luft belassen. Zwei Stunden nach der Aussaat wurde ein Strom von 90% Luft und 10% Kohlensäure durch die Kammern geleitet. Die Pollenschläuche schwollen nach 5—10 Minuten an der Spitze kugelig an, ohne dabei in so grosser Anzahl wie im vorhergehenden Versuche zu platzen. Dann setzten sie ihr Längenwachsthum

fort, indem sie zunächst birnförmige Gestalt annahmen (Fig. 11, Taf. VII). In dem Gasgemische vermochten sie eine Stunde lang fortzuwachsen.

Ferner wurden Pollenkörner in 10procentiger Zuckerlösung ausgesäet und drei Stunden nach der Aussaat einem Strome reiner Kohlensäure ausgesetzt. Ein Theil der Keimschläuche schwoll an der Spitze kugelig an, ein kleinerer Theil wurde zum Platzen gebracht.

Ein letzter Versuch wurde wie der vorhergehende angestellt, und ein Kohlensäurestrom vier Stunden nach der Aussaat durchgeleitet. Die meisten Pollenschläuche, die ihr Längenwachsthum beendet hatten, zeigten hierbei keine kugeligen Anschwellungen, während die übrigen, die nicht so weit gewachsen waren, eine kleine Anschwellung an der Spitze aufwiesen.

Andere *Digitalis*-Arten, wie *Digitalis purpurea, D. grandiflora* und *D. ambigua* zeigten ein annähernd gleiches Verhalten.

In einem Strome reiner Kohlensäure vermochten einige Pollenkörner zu keimen und blasige Keimanfänge zu bilden, die nach und nach platzten.

In einem Strome reinen Wasserstoffes keimten wenige Pollenkörner in fast normaler Weise, andere dagegen vermochten es nicht, oder wenn sie auch kurze Keimschläuche trieben, so wurden dieselben in ihrem Längenwachsthum aufgehalten und platzten zum Theil. Die durch die Kohlensäure bewirkten kugeligen Anschwellungen traten aber bei den Pollenschläuchen dieser *Digitalis*-Arten nicht so regelmässig und sicher wie bei denen von *Digitalis lutea* auf. Die weiteren Versuche wurden deshalb nur mit dem Pollen dieser Pflanze fortgesetzt. Im Laufe derselben zeigte es sich, dass, während die meisten Pollenschläuche in den Gaskammern zum Platzen gebracht wurden und nur einige kugelig anschwollen, sie dagegen regelmässig und in grosser Anzahl Schwellung zeigten, wenn sie unter einer Glasglocke der Einwirkung der Kohlensäure ausgesetzt wurden.

Der Versuch wurde in der Weise durchgeführt, dass die Kulturen in grosser Anzahl auf breiten Deckgläsern von 37 mm^2 angesetzt wurden, die den unter dem Namen Embryoschalen bekannten Glasklötzen mit kugeliger Vertiefung aufgelegt wurden, nachdem die Vertiefung mit einer genügenden Menge destillirten

Wassers beschickt war. Wenn die Pollenschläuche die entsprechende Länge erreicht hatten, wurden sie unter eine tubulirte, mit Wasser abgesperrte Glasglocke gebracht. Die Ueberführung geschah in der Weise, dass die Deckgläser mit dem nach unten gekehrten Hängetropfen einer in der Mitte durchbrochenen Zinkbank aufgelegt wurden. Durch den Tubulus der Glocke führten zwei Röhren. Eine derselben reichte als Zuleitungsrohr für die Kohlensäure bis nahe zum Boden des Untersatzes; die andere ragte als Ableitungsrohr eben durch den Tubulus hindurch, und tauchte mit dem anderen Ende in ein mit Wasser gefülltes Glas.

Bei dieser Versuchsanstellung gelang es stets, die Anschwellungen mit grosser Sicherheit zu erzeugen, ohne dass ein Platzen bei den meisten Pollenschläuchen eintrat. Der Grund für diese Erscheinung lässt sich nicht mit Bestimmtheit angeben. Es ist möglich, dass das allmähliche Vordringen der Kohlensäure und der allmähliche Ersatz der atmosphärischen Luft durch das Gas eine andere Wirkung als der rasche Ersatz in den kleinen Gaskammern bedingte. Dieser Anschauung entspricht die Thatsache, dass bei beschleunigter Verdrängung der Luft durch Kohlensäure oder bei fortgesetztem Einleiten derselben ein Platzen der Schläuche sich einstellte.

Wie kommen solche Anschwellungen zu Stande und gelangten sie schon früher zur Beobachtung?

Anschwellungen an der Spitze, seltener im Längsverlaufe der Pollenschläuche wurden schon von van Tieghem[1]), von Kny[2]) und neuerdings auch von Green[3]) beobachtet. Sie treten an vielen Pollenschläuchen gewöhnlich dann auf, wenn dieselben, meinen Beobachtungen nach, ihr Längenwachsthum beendet haben. Nach Green sollen diese Anschwellungen abnorme, der schlechten Ernährung zuzuschreibende Erscheinungen sein. Der Entstehung und der Bildungsursache nach sind dieselben von jenen verschieden, die durch die Kohlensäure hervorgerufen werden.

1) van Tieghem, l. c., Anmerkung auf p. 319.

2) Kny, Verhandlungen des botan. Vereins d. Prov. Brandenburg, 1881, p. 9.

3) Green, Researches on the Germination of the Pollen grain and the Nutrition of the Pollen tube. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Vol. 185, 1894, p. 400.

Die Kohlensäure bringt solche Anschwellungen bei jungen, noch im Wachsthum begriffenen Pollenschläuchen in sehr kurzer Zeit (in 10—20 Minuten) zu Stande, während die Auftreibungen bei normalen, ihr Wachsthum abschliessenden Schläuchen langsam zu Stande kommen. Freilich erfordert auch die Erzeugung der Anschwellungen durch die Kohlensäurewirkung eine gewisse Zeit; denn wenn die Kohlensäure zu schnell eingreift, tritt, ohne dass eine Schwellung sich bildet, das Platzen der Schläuche ein. Hält dann die Schwellungsursache beim ferneren Ueberleiten der Kohlensäure an, so erfolgt endlich das Platzen der Schwellungen. Die Anschwellungen keimen wieder fadenförmig aus, sobald die Kohlensäure durch atmosphärische Luft ersetzt wird. Es ist möglich durch abwechselnde Zuleitung von Luft und Kohlensäure nach Belieben die Schläuche wiederholt aufzutreiben und wieder zum normalen Wachsthum zu veranlassen.

Es unterliegt also keinem Zweifel, dass die auffallende, mit dem Platzen in ursächlichem Zusammenhange stehende Erscheinung durch die Kohlensäure hervorgerufen wird. Es mag aber hier noch erwähnt sein, dass eine ähnliche Wirkung auch durch concentrirtere Zuckerlösungen hervorgebracht werden kann. Beim Uebertragen von wachsenden Pollenschläuchen aus minder concentrirten Lösungen in concentrirtere wurde das Längenwachsthum derselben zuerst aufgehalten und zwar um so länger, je concentrirter die Zuckerlösung war. Innerhalb einer Stunde schwoll die Spitze kugelig an und wurde nach und nach um so grösser, je concentrirter die Lösung war, vorausgesetzt, dass dieselbe keine Plasmolyse hervorrief.

Hatten die Pollenschläuche von *Digitalis lutea* in einer 10procentigen Zuckerlösung gekeimt und wurden sie dann in eine 15procentige übergeführt, so schwollen sie an der Spitze kugelig an und keimten bald darauf fadenförmig wieder aus. Wurden sie dagegen in eine 20—30procentige Lösung übergeführt, so erreichten die aufgetriebenen Kugeln beträchtliche Dimensionen und behielten entweder die kugelige Form bei oder nahmen andere, mehr oder minder bizarre Formen an. In derartig aufgetriebenen Spitzen war der Plasmainhalt zuerst homogen und gleichmässig vertheilt. Mit der Zeit nahm er eine körnige Beschaffenheit an, wurde zu einem wandständigen und gestaltete sich zu Strängen,

welche die Höhlung der aufgetriebenen Spitze nach verschiedene Richtungen durchzogen. In diesen Strängen ging eine sehr leb hafte Plasmaströmung vor sich, wobei die Richtung der Sträng sich beständig änderte. In vielen Schläuchen sammelte sic das Plasma an einzelnen Stellen, und diese Ansammlungen liesse Kerntaschen vermuthen. Sie behielten aber weder ihre Form bei, noch zeigten die Farbenreactionen das Vorhandensein vo Kernen (Fig. 18—21, Taf. VII).

Wurden Pollenschläuche, die in einer 10procentigen Zucker lösung gekeimt hatten, in eine 20procentige Lösung übergeführ und zugleich einem Kohlensäurestrome ausgesetzt, so schwollen sie auffallender Weise nicht an, wenn sie auch bis 6 Stunden lang in dem Strome verweilten. Wurde der Strom eingestellt und die Kohlensäure durch Luft ersetzt, so schwollen sie nach kurzer Zeit kugelig an. Es war also nicht nur keine accummu-lirende Wirkung der Kohlensäure und der Concentrationserhöhung des Mediums bei der Erzeugung der Anschwellungen vorhanden, sondern es schienen beide einander entgegenzuwirken. Interessant war es, dass bei erhöhter Concentration des Mediums weder ein Platzen, noch eine Schwellung der Spitze durch die Wirkung der Kohlensäure hervorgerufen wurde. Die Versuche bezogen sich für die erstere Erscheinung lediglich auf den Pollen von *Lathyrus latifolius* und für die andere auf den Pollen von *Digitalis lutea;* doch darf man mit Rücksicht darauf, dass beide Erscheinungen in ursächlichem Zusammenhang zu einander stehen, wohl annehmen, dass eine Uebereinstimmung derselben bei ausgedehnteren Untersuchungen hervortreten wird.

Aehnliche Erscheinungen wurden an Wurzelhaaren von Wortmann[1]) beobachtet. In feuchter Luft entstandene Wurzel-haare schwollen durch Einbringen in eine etwa 8procentige Zuckerlösung nach 10—30 Minuten an ihrem Scheitel mehr oder weniger kolbig an.

Um festzustellen, ob dem Zustandekommen von An-schwellungen bei Kohlensäureeinwirkung eine Erhöhung des Turgordruckes zu Grunde liege, wurden plasmolytische Be-

1) Wortmann, Beiträge zur Physiologie des Wachsthums. Botan. Zeitung 1889, p. 279 f.

stimmungen unternommen. Diese Frage verlangte um so mehr eine Entscheidung, als durch die Versuche Eschenhagen's festgestellt worden ist, dass dem Auftreiben der Spitze der Scheitelzelle und gewisser Theile der Gliederzellen von Mycelfäden eine Erhöhung der Turgorkraft entspricht.

Die plasmolytische Methode führte leider zu keinen entscheidenden Resultaten. Die Pollenschläuche verhielten sich, wenn sie in einen Tropfen 3—5 % Natronsalpeterlösung übergeführt wurden, nicht alle gleich. Die meisten platzten und liessen den Plasmainhalt durch die Spitze heraustreten. Einige wurden durch die Lösung plasmolysirt, ohne dass sich das Plasma bei allen gleichmässig von der Wand der Schläuche zurückgezogen hätte. Einzelne unter ihnen zeigten aber die besondere Erscheinung, dass an der Spitze der Schläuche eine oder mehrere Plasmakugeln austraten, welche ganz den Eindruck von kugeligen Anschwellungen hervorriefen, doch besassen dieselben keine Membran, und mit der Zeit zertheilten sich die meisten in der umgebenden Flüssigkeit, ohne eine Spur zurückzulassen.

Was das weitere Schicksal dieser Plasmakugeln betrifft, so mag hier noch kurz erwähnt werden, dass sie zuerst ein homogenes und stark lichtbrechendes Plasma zeigten und dass sie in diesem Zustande bis 20 Minuten lang verharrten, ohne zu platzen. Gewann das Plasma mit der Zeit eine körnige Beschaffenheit und die Plasmahaut eine derbere Consistenz, so vermochten die Kugeln sich tagelang unversehrt zu erhalten, sie konnten sich sogar von einander isoliren und als selbstständige Gebilde im Kulturtropfen schwimmen.

Da nun die besprochenen Versuche keinen Aufschluss über die Frage gaben, ob die Kohlensäure den Turgordruck der Schläuche erhöht, so wurden unter den Pollenarten diejenigen gewählt, deren Pollenschläuche die durch die Kohlensäure hervorgerufene Erscheinung des Auftreibens am besten zeigten und zugleich ein für die Plasmolyse geeignetes Object boten. Es waren dies die Pollenkörner von *Clivia nobilis.*

Clivia nobilis.

Die Pollenkörner keimten in reinem Wasser, ebenso in Zuckerlösung, welche jedoch höchstens bis 9 Procent Zucker enthalten

durfte, und bildeten kräftige, meist geradlinige, zuweilen kor
zieherartig gewundene Keimschläuche. Die Keimung erfolg
auch hier wie bei den anderen Pollenarten um so langsamer,
concentrirter die Zuckerlösung war.

Für plasmolytische Versuche boten die Pollenschläuche e
vorzügliches Object. Bei eintretender Plasmolyse zieht sich d
Plasma von der Wand des Scheitels zurück und hebt sic
mit einer scharfen Grenzlinie gegen die plasmaleer geworden
Scheitelspitze ab. Die plasmafreie Strecke wird um so länge
je concentrirter die Zuckerlösung ist. Nicht alle Pollenschläuch
verhielten sich gleich bei Anwendung derselben Zuckerlösung
da nicht alle Schläuche die gleiche Länge erreichten; doch wa
es leicht, bei der Mehrzahl den plasmolytischen Zustand zu
erkennen.

Zur Plasmolyse wurden anstatt der Natronsalpeterlösung
Zuckerlösungen gebraucht. Es wurde hierdurch nicht nur der
Vortheil erreicht, dass man es nur mit einer Art von Substanzen
zu thun hatte, sondern der weitere Vortheil, dass die Pollen-
schläuche in den concentrirteren, aber noch nicht plasmolysiren-
den Zuckerlösungen ihr Wachsthum fortzusetzen vermochten.

Die ersten Versuche wurden in der Art ausgeführt, dass
aus den zahlreichen, auf 37 mm² breiten Deckgläsern in der
schon beschriebenen Weise angesetzten Kulturen je zwei aus-
gewählt wurden, die sich in möglichst gleichen Verhältnissen
betreffs der Zahl der gekeimten Pollenkörner und der Länge
der Keimschläuche befanden. Von diesen wurde die eine unge-
stört belassen, die andere wurde in der beschriebenen Weise
unter einer Glocke der Kohlensäurewirkung ausgesetzt. Die
Pollenschläuche schwollen an der Spitze kugelig an und ver-
mochten wohlentwickelte Auftreibungen von kugeliger Form zu
bilden, wenn der Kohlensäurestrom in zweckmässiger Weise
regulirt wurde.

Nach 20 Minuten dauerndem Aufenthalte in der Kohlen-
säureatmosphäre wurden sofort, ohne dass die Kulturen nach
dem Abbrechen des Versuches lange mit der Luft in Berührung
gekommen wären, plasmolytische Vergleichsbestimmungen mit
diesen und mit den unter normalen Verhältnissen erwachsenen
Kulturen vorgenommen. Hierbei wurden jedes Mal mittels einer

Nadelspitze annähernd gleiche Mengen von Pollenpflänzchen in bereit gehaltene Tropfen verschieden starker Zuckerlösungen — die Concentrationsdifferenz betrug meist je 1 % — übergeführt und sofort mikroskopisch gemustert. Es ergab sich dann, dass bei einer bestimmten Concentration der Zuckerlösung Plasmolyse eintrat, während bei einer um 1 % niedrigeren Concentration noch keine Plasmolyse erkannt werden konnte. Auf diese Weise war die isotonische Concentration zwischen zwei Grenzwerthen liegend festgestellt.

Es wurden nun alle Proben, auch diejenigen, bei welchen Plasmolyse eingetreten war, in Hängetropfen bis zu erneuter Musterung unter einer feuchten Glasglocke ihrem weiteren Schicksale überlassen. Um jedoch Concentrationsänderungen in den Kulturtropfen nach Möglichkeit zu verhindern, wurden die Deckgläser mit den Hängetropfen je einer Embryoschale aufgesetzt, deren Boden kein Wasser führte. Die feuchte Atmosphäre unter der Glasglocke sollte der Verdunstung der Hängetropfen vorbeugen.

Als Resultat stellte sich bei diesen Beobachtungen heraus, dass in den aus der Kohlensäureatmosphäre entnommenen, mit 2 % Zuckerlösung angesetzten Kulturen die Pollenschläuche zum grössten Theil in einer 7procentigen Zuckerlösung plasmolysirt wurden, während die in atmosphärischer Luft erwachsenen Pollenschläuche in einer 8procentigen Zuckerlösung Plasmolyse erfuhren.

Die nur 20 Minuten lang der Kohlensäurewirkung ausgesetzten und angeschwollenen Pollenschläuche waren also um 1 % Zuckerlösung hypisotonisch. In einem zweiten Versuche wurden die der Kohlensäurewirkung 25 Minuten lang ausgesetzten Pollenschläuche in 8 % Zuckerlösung, die in atmosphärischer Luft erwachsenen dagegen in 9 % Zuckerlösung plasmolysirt.

In 3 % Zuckerlösung gekeimte und dann 20 Minuten lang der Kohlensäurewirkung ausgesetzte und angeschwollene Pollenschläuche wurden in 9 % Zuckerlösung, die in Luft erwachsenen in 10 % Zuckerlösung plasmolysirt. Ein zweiter Versuch lieferte dieselben Zahlen. In einem dritten Versuche wurden die aufgetriebenen Pollenschläuche in 10 %, die in Luft erwachsenen in 11 % Zuckerlösung plasmolysirt.

[illegible] Zuckerlösung gekeimte und dann 20 Minuten lang der Kohlensäurewirkung ausgesetzte und aufgetriebene Pollenschläuche wurden in [illegible], die in Luft erwachsenen in 12 [illegible] Zuckerlösung plasmolysirt.

Bei in 7% Zuckerlösung gekeimten und dann 20 Minuten lang der Kohlensäurewirkung ausgesetzten Pollenschläuchen trat Plasmolyse in [illegible], bei den in Luft erwachsenen in 14% Zuckerlösung ein.

Aus den Versuchen ging also hervor, dass ein nur 20 Minuten dauerndes Verweilen in der Kohlensäureatmosphäre den Turgordruck der Pollenschläuche im Vergleich zu den in Luft erwachsenen durchgängig um etwa [illegible] Zuckerlösung herabminderte. Dass dieser Unterschied nicht etwa von der individuellen Beschaffenheit der der Kohlensäure ausgesetzten Kulturen abhängig war, zeigte die grosse Uebereinstimmung der Resultate.

Die auffällige Herabminderung des Turgordruckes der der Kohlensäurewirkung unterworfenen Pollenschläuche veranlasste mich, von den theoretischen Betrachtungen ausgehend, die plasmolytischen Bestimmungen mit gewissen Versuchsabänderungen zu erweitern. Die Plasmolyse wurde nicht gleich nach dem Abbrechen der Kohlensäurewirkung vorgenommen, sondern erst nachdem die Kulturen etwa eine halbe Stunde der atmosphärischen [illegible]

den aufgetriebenen Pollenschläuchen in 14—15 % Zuckerlösung, in den in Luft erwachsenen in 13 % Zuckerlösung Plasmolyse ein.

Aus diesen Versuchen geht hervor, dass während der kurzen der Kohlensäurewirkung folgenden Ruhe eine Erhöhung des Turgordruckes im Innern der Pollenschläuche eingetreten war.

Um nun festzustellen, ob von vornherein in kohlensäurehaltiger Luft zur Entwickelung gebrachte Pollenschläuche, im Vergleich zu solchen, die sich in einem Strome atmosphärischer Luft entwickeln, einen höheren oder niederen Turgordruck zeigen, wurden Pollenkörner in Gaskammern in 3 % Zuckerlösung ausgesäet und einem Strome von 95 % Luft und 5 % Kohlensäure ausgesetzt.

Es zeigte sich bald, dass die in diesem Gase befindlichen Pollenkörner rascher, zahlreicher und besser keimten als die in strömender Luft verweilenden Pollenkörner. Nach kurzer Zeit aber gingen die Pollenschläuche nach und nach durch Platzen zu Grunde. In den folgenden Versuchen wurde der Kohlensäuregehalt der Luft auf 3 % herabgemindert. Das Resultat blieb dasselbe. Die Keimung war bedeutend befördert, die Pollenschläuche platzten aber bald. Nunmehr wurde der Kohlensäuregehalt auf 1 % herabgemindert. Die die Keimung befördernde Wirkung war jetzt ebenfalls eine unverkennbare. Der Versuch wurde auch in anderer Form durchgeführt, indem die Kulturen unter eine mit Wasser abgesperrte Glocke gesetzt wurden, unter welche ein Strom von 1 % Kohlensäure enthaltender Luft geleitet wurde. Das Resultat war auch hier dasselbe. In dem Gasgemische war die Keimung bedeutend befördert und die Anzahl der nach und nach platzenden Pollenschläuche dabei verhältnissmässig klein.

Die Beförderung des Wachsthums der unter geringer Kohlensäurezufuhr zum Austrieb gebrachten Schläuche gegenüber den in einem Strome atmosphärischer Luft sich entwickelnden macht einen strengen Vergleich der plasmolytischen Versuche unmöglich, da die Plasmolyse die Keimschläuche nicht auf gleicher Entwickelungsstufe trifft. Nichts desto weniger wurden die plasmolytischen Versuche angestellt. Dieselben ergaben, dass die in 3 % Zuckerlösung bei Kohlensäurezufuhr gekeimten Pollenschläuche in 8 % Zuckerlösung plasmolysirt wurden, während die in Luft erwachsenen in 9 % Zuckerlösung Plasmolyse erfuhren.

In einem zweiten in gleicher Weise ausgeführten Versuche wurde die in kohlensäurehaltiger Luft gebildeten Pollenschläuche i 9 % Zuckerlösung, die in Luft gewachsenen Pollenschläuche i 10—11 % Zuckerlösung plasmolysirt. In einem dritten Versuch trat bei den in kohlensäurehaltiger Luft gebildeten Pollenschläuchen in 9—10 % Zuckerlösung, bei den in Luft ge wachsenen in 11 % Zuckerlösung Plasmolyse ein.

Alle Versuche der letzten Reihe lieferten somit das auffällige Ergebniss, dass der Turgordruck im Gegensatz zu den geförderten Wachsthum bei den unter Kohlensäurezufuhr erwachsenen Schläuchen geringer ist, als in den langsamer wachsenden, in Luft sich entwickelnden Schläuchen. Turgordruck und Wachsthum stehen also nicht in directer Proportionalität zu einander. Aehnliche Erscheinungen wurden schon von anderen Forschern bei anderen Versuchen beobachtet.

In einer Anzahl von Weng[1]) im Pfeffer'schen Institut vorgenommener Untersuchungen erwies sich, dass die Ueberverlängerung der Internodien von Keimpflanzen sehr oft nicht von gesteigertem Turgor herrührt.

Krabbe[2]) fand, dass der Turgor kein zwingender Grund für das Wachsthum der Zellen ist. Insbesondere hat Krabbe[3]) an dem Flächenwachsthum der erweiterten Bastzellen von *Apocyneen* und *Asclepiadeen* einen Fall nachgewiesen, der mit der Turgordehnungstheorie nicht wohl vereinbar ist.

Auch Wortmann[4]) sagt: „Es braucht übrigens ein gefördertes Wachsthum nicht immer mit einer Erhöhung der Turgorkraft verbunden zu sein".

Was die Beziehungen der Temperatur zur Turgordehnung betrifft, so ergaben die Untersuchungen Askenasy's[5]) das Re-

---

1) Cfr. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Band, p. 145.

2) Krabbe, Das gleitende Wachsthum bei der Gewebebildung der Gefässpflanzen, Berlin, 1886, p. 67.

3) Krabbe, Ein Beitrag zur Kenntniss der Structur und des Wachsthums vegetabilischer Zellhäute. Pringsheim's Jahrbücher, Bd. XVIII, p. 390.

4) Wortmann, Beiträge zur Physiologie des Wachsthums. Botan. Zeitung, 1889, p. 279 ff.

5) Askenasy, Beziehungen zwischen Wachsthum und Temperatur. Berichte d. deutsch. botan. Gesellsch., Bd. VIII, p. 92.

sultat, dass durch die verschiedene Höhe der Temperatur keine Aenderung in der Grösse der Turgordehnung der Zellen veranlasst wird. Auch dieser Forscher ist der Ansicht, dass, wenn man versuchen würde, mit Hilfe der Turgortheorie einige Eigenthümlichkeiten des Längenwachsthums zu erklären, man auf recht grosse Schwierigkeiten stossen dürfte.

Noch neuerdings haben die Untersuchungen Schwendener's und Krabbe's[1]) gezeigt, dass bei lebhaft wachsenden Blattstielen und Sprossinternodien irgend eine gesetzmässige Beziehung zwischen dem Maass der Turgordehnung und der Geschwindigkeit des Längenwachsthums nicht existirt. So kann in Zonen mit gleichem Zuwachs die Turgordehnung höchst ungleich sein und umgekehrt. Es ist sogar nicht selten, dass in Zonen mit geringem Zuwachs die Turgordehnung viel grösser ist als in Zonen mit lebhaftem Längenwachsthum. Beide Forscher kommen zum Schluss, dass sich eine Proportionalität zwischen Turgordehnung und Längenwachsthum sehr selten zeigt, und dass nur in wenigen Fällen das Wachsthumsmaximum in die Zone grösster Turgordehnung fällt.

Es wurden nun Aussaaten von Pollenkörnern in reinem Leitungswasser gemacht und die eine Reihe von Kulturen einem 1 % Kohlensäure enthaltenden Luftstrom, die andere einem Strome atmosphärischer Luft ausgesetzt. Es ergab sich hierbei, dass die in kohlensäurehaltiger Luft gebildeten Pollenschläuche in 5 %, die des Parallelversuches in 6—7 % Zuckerlösung Plasmolyse erfuhren. In einem zweiten Versuche wurden die ersteren in 6 %, die des Parallelversuches in 7 % Zuckerlösung plasmolysirt. In einem dritten Versuche trat Plasmolyse bei den in kohlensäurehaltiger Luft in 6—7 %, bei denen des Parallelversuches in 8 % Zuckerlösung ein.

Im Anschluss an diese Versuche mag noch das Verhalten der Pollenkörner von *Chelone glabra* eine kurze Erwähnung finden.

Die Pollenkörner keimten in dunstgesättigter Luft wie in

1) Schwendener und Krabbe, Ueber die Beziehungen zwischen dem Maass der Turgordehnung und der Geschwindigkeit der Längenzunahme wachsender Organe. Pringsheim's Jahrbücher, XXV, 1893, p. 323.

Zuckerlösungen verschiedener Concentration, am besten jedoch in 10% Zuckerlösung. Die dünnen, geradlinigen, in Zuckerlösung gebildeten Keimschläuche schwollen, wenn sie unter einer Glocke in der beschriebenen Weise der Kohlensäurewirkung ausgesetzt wurden, stark kugelig an. Die kugeligen Auftreibungen erreichten die Grösse der Pollenkörner innerhalb 30 Minuten und vermochten wieder fadenförmig fortzuwachsen, wenn sie von Neuem der atmosphärischen Luft ausgesetzt wurden. Wurden die Pollenschläuche länger als 30 Minuten dem Kohlensäurestrome ausgesetzt, so platzten die meisten Anschwellungen nach und nach, und die übrig gebliebenen vermochten nicht mehr so schnell und zahlreich zu keimen. Die Nachkeimung trat bei diesen Pollenschläuchen häufiger ein. Sie vermochte auch in reinem Wasserstoff einzutreten; doch wurde sie nach kurzer Zeit sistirt.

Im Gegensatz zu den in Zuckerlösung gekeimten Pollenschläuchen schwollen die in dunstgesättigter Luft gebildeten nicht an, wenn sie der Kohlensäurewirkung ausgesetzt wurden.

Die in einer verdünnten Zuckerlösung gekeimten und dann in eine concentrirtere Lösung übertragenen Pollenpflänzchen vermochten an der Spitze anzuschwellen und einen dickeren Keimschlauch auszutreiben. Die Anschwellungen waren aber nicht kugelig, sondern erinnerten an die Umrissform eines Hutpilzes, dessen Stiel der vorhergebildete Keimschlauch darstellte.

Plasmolytische Vergleichsbestimmungen zwischen den der Kohlensäurewirkung ausgesetzt gewesenen Pollenschläuchen von *Chelone glabra* und solchen, die in atmosphärischer Luft gewachsen waren, gaben keine so evidenten Resultate wie bei den Pollenschläuchen von *Clivia nobilis*, da die Plasmolyse nicht gleichmässig und nicht in so prägnanter Weise wie bei letzteren eintrat. Anstatt dessen wurden diejenigen Concentrationen als Grenzwerthe angesehen, bei welchen bezüglich der der Kohlensäurewirkung ausgesetzten und dabei angeschwollenen Schläuche eine Nachkeimung noch möglich war, bezw. bei welchen ohne vorhergehende Kohlensäurebehandlung die Ueberführung in Zuckerlösungen Anschwellung und Nachkeimung veranlasste[1]). Dabei stellte es sich

1) Dies Verfahren hat mit der Plasmolyse nichts zu thun, doch vermag es auch bezüglich des Lebenszustandes der Pollenschläuche Fingerzeige zu geben.

heraus, dass die durch den Kohlensäuregehalt der Luft angeschwollenen und dann 20—30 Minuten in Ruhe belassenen Pollenschläuche noch in Zuckerlösungen zu keimen vermochten, deren Concentration im Vergleiche zu derjenigen der Zuckerlösungen, in welchen Anschwellung und Nachkeimung der in Luft erwachsenen Pollenschläuche noch eintraten, 1—5 % höher war.

Wie lässt sich nun die der Keimung förderliche Einwirkung der Kohlensäure erklären?

Hier bietet sich zunächst die von Hugo Schulz[1]) aufgestellte Theorie dar, nach welcher „jeder Reiz auf jegliche lebende Zelle eine Wirkung ausübt, deren Effect hinsichtlich der Zellenthätigkeit umgekehrt proportional ist der Intensität des Reizes".

Schulz stützt diese Theorie auf Versuche, nach welchen Substanzen, die sich gewöhnlich als Hefegifte erweisen, im Stande sind, bei genügender Verdünnung die Lebensthätigkeit der Hefe auf längere oder kürzere Zeit zu erhöhen. Auf die Kohlensäure angewendet, würde dies zu dem Ergebnisse führen, dass sie in sehr geringer Menge einen Reiz auf das Protoplasma übe, der um so grösser ist, je kleiner die Kohlensäuremenge wird. Es würde hiermit die Förderung des Wachsthums der Pollenschläuche in vollem Einklang stehen. Die Abnahme der Turgorgrösse könnte man sich dann so vorstellen, dass die Wachsthumsförderung und die hierin sich aussprechende Arbeitsleistung des Plasmas ein Sinken der Turgorkraft zur Folge hat, welches nicht in unmittelbarer Abhängigkeit von der Kohlensäurewirkung steht. Beispielsweise könnte ja das durch das rasche Längenwachsthum der Schlauchmembran vergrösserte Volumen des Pollenschlauches bei nahezu gleichbleibender Masse der Trockensubstanz unmittelbar das Sinken der Turgorgrösse zur Folge haben.

Doch widersprechen meine Beobachtungen der Annahme einer Reizwirkung, wie Schulz sie auffasst. Die Wachsthumsförderung ist bei den Pollenschläuchen offenbar nicht umgekehrt proportional der den Reiz verursachenden Kohlensäuremenge; denn wenn man mehr als 1 % Kohlensäure wirken liess, dann

1) Hugo Schulz, Ueber Hefegifte. Pflüger's Archiv, Bd. 42, 1888, p. 541.

war die Wachsthumsförderung anscheinend eine so stürmische, dass das Platzen der Schläuche eintrat.

Eine andere Wirkungsart der Kohlensäure liesse sich vermuthungsweise zur Erklärung der Erscheinungen heranziehen. Es könnte die Aufnahme von Kohlensäure durch das Plasma der Schläuche unmittelbar zu einer Erhöhung des Turgordruckes Anlass geben, in Folge dessen die kleinsten Theile der Membran besonders an der Spitze der Pollenschläuche von einander entfernt werden, so dass die Membran in dieser Region für Wasser in so ausgiebigem Maasse durchlässig wird, dass nun die Volumenzunahme der Inhaltsmasse des Schlauches die Auftreibung rein mechanisch bedingt. Die gespannte Membran an der kugelig aufgetriebenen Spitze würde in Folge der plötzlichen Ausdehnung verdünnt, die Concentration des Zellsaftes im Plasma vermindert, und es erklärte sich hieraus die Isotonie mit einer weniger concentrirten Zuckerlösung. Für diese Annahme würde noch die Beobachtung sprechen, dass in dunstgesättigter Luft gebildete Pollenschläuche nicht anschwollen und nicht platzten, wenn sie der Kohlensäurewirkung ausgesetzt wurden.

Endlich ist noch eine andere Erklärung möglich, welche im Princip darauf hinausgeht, dass die Kohlensäure weniger eine Reizwirkung ausübt, als vielmehr eine ernährungsphysiologische Rolle spielt. Es ist denkbar, dass die in die Pollenschläuche eingedrungene Kohlensäure chemische Umwandlungen der in ihnen vorhandenen Stoffe hervorruft und dadurch Anfangs eine Vermehrung, später eine Verminderung der osmotisch wirksamen Stoffe veranlasst. Dieser Auffassung entspricht aber nicht die sonstige Eigenthümlichkeit der Kohlensäure, welche an und für sich ein nicht leicht reactionsfähiger Körper ist und die nach den Untersuchungen von Loewy und Zuntz im Blute nur sehr langsam die Alkalescenzverhältnisse ändert. Bei unseren Versuchen tritt aber die Kohlensäurewirkung oft fast momentan und in sichtbarem Grade ein.

Das Zustandekommen von Anschwellungen wäre nach allen diesen Hypothesen verständlich. Die Anschwellung kommt da zu Stande, wo die Membran am dünnsten und am dehnungsfähigsten ist. Die Membrankuppe wird nach und nach zu einer Kugel, ähnlich einer Seifenblase oder einer an der Spitze zugeschmolzenen

und erhitzten Glasröhre beim Einblasen von Luft — um hier den treffenden Vergleich Wortmann's zu gebrauchen. Entspricht der auf die Membran von innen her ausgeübten Druckwirkung des Inhaltes eine ausgiebige Membranausdehnung und Membranbildung, so erfolgt kein Platzen; kann dagegen die Membranausdehnung und Membranbildung nicht gleichen Schritt halten, so erfolgt das Platzen.

Dass, nachdem in Folge der durch die Kohlensäurewirkung hervorgerufenen Wachsthumssteigerung der Turgordruck vermindert wurde, in etwa einer weiteren halben Stunde der Turgordruck nicht nur wieder die ursprüngliche Höhe erreicht, sondern selbst über das anfängliche Maass steigt, dürfte zur Zeit einer plausiblen Erklärung nicht zugänglich sein.

Uebersicht.

Fassen wir die aus den angeführten Untersuchungen sich ergebenden Resultate kurz zusammen, so stellt es sich heraus, dass die Kohlensäure eine momentan hemmende, aber nicht eine dauernd schädliche Einwirkung auf die Plasmaströmung ausübt, dass ferner die hemmende Wirkung eine specifische ist und nicht allein vom Sauerstoffmangel herrührt. Wird die Kohlensäure mit 20 oder mit 10 % Sauerstoff gemischt, so wird die Plasmaströmung bei fortgesetztem Ueberleiten des Gemisches nicht dauernd sistirt; sie accommodirt sich dem hohen Kohlensäuregehalte nach und nach und wird in nahezu reiner Kohlensäure nicht mehr sistirt.

Reiner Sauerstoff übt auf eine langsame Plasmaströmung zuweilen eine befördernde Wirkung, die aber nicht so energisch ist, wie es oft angenommen wurde.

Reiner Wasserstoff beschleunigt oft beim ersten Ueberleiten die Plasmaströmung; im fortgesetztem Strome wird die Plasmaströmung bedeutend verlangsamt, ohne ganz sistirt zu werden. Dieses durch wiederholte Versuche erhärtete Resultat scheint mir so auffallend, dass ich mir vorbehalte, die Versuche mit anderen Objecten und mit Wasserstoff auszuführen, der von jeder

Spur von Sauerstoff durch Hefe nach dem beschriebenen Verfahren befreit wurde.

Was die Einwirkung der Kohlensäure auf die Keimung der *Mucor*-Sporen und auf das Wachsthum des *Mucor*-Myceliums betrifft, so vermögen die *Mucor*-Sporen in reiner Kohlensäure nicht zu keimen. Die Kohlensäure vernichtet aber die Keimfähigkeit derselben auch nach drei Monaten dauernder Wirkung nicht. Reine Kohlensäure vermag auch nicht die weitere Entwickelung von im Wachsthum begriffenem *Mucor*-Mycelium, wenn sie bis 24 Stunden lang dauernd einwirkt, zu hindern. Reine Kohlensäure mit 70—90 % Sauerstoff gemischt, vermag die Keimung von *Mucor*-Sporen und die Bildung von Sporangien nicht zu beeinträchtigen; das Wachsthum wird dabei aber bedeutend verlangsamt. Ein höherer Kohlensäuregehalt hemmt das Wachsthum des Myceliums und gestattet die Bildung von Sporangien nicht; letztere trat aber regelmässig ein, wenn das Gasgemisch durch Luft ersetzt wurde. Auffallend war bei den in einer Atmosphäre von höherem Kohlensäuregehalte wachsenden *Mucor*-Kulturen das Auftreten von blasigen Mycelanschwellungen, welche zu keimen und Sporangien zu bilden vermochten, sobald das Gasgemisch durch Luft ersetzt wurde. Ein Platzen einzelner Mycelfäden und eine Bräunung des ausgetretenen Plasmainhaltes trat oft ein, wenn die *Mucor*-Kulturen mehrere Tage einem Strome mit hohem Kohlensäuregehalte ausgesetzt blieben. Bemerkenswerth ist es auch, dass je höher der Kohlensäuregehalt stieg, desto mehr die normale Plasmastructur durch eine vacuolenreiche Beschaffenheit des Plasmas ersetzt wurde.

Die Vermehrung der Hefe wurde in reiner Kohlensäure gehemmt, wenn jede Spur von Sauerstoff durch mit Hefekulturen gefüllte Waschflaschen beseitigt war. Wurde nach 12 Stunden dauernden Ueberleitens der Kohlensäurestrom abgestellt und das Gas durch Luft ersetzt, so vermochten die Hefen nach kurzer Zeit sich weiter zu vermehren. Weit empfindlicher als Hefe hat sich „*Mycoderma cerevisiae*“ gezeigt. Dasselbe vermochte in reiner Kohlensäure sich nicht zu vermehren, und nach 12 Stunden dauernder Einwirkung hatte es seine Vermehrungsfähigkeit eingebüsst.

Was die Einwirkung der Kohlensäure auf die Keimung der

Pollenkörner und das Wachsthum der Pollenschläuche betrifft, so verhielten sich die verschiedenen Pollenarten verschieden. Einige vermochten in reiner Kohlensäure blasige Protuberanzen nach Art von Appressorien zu bilden, die nach kurzer Zeit platzten. Einige andere vermochten nicht, zu keimen, und andere wurden durch die Kohlensäure zum Platzen gebracht.

Die in Luft gebildeten und dann einem Strome reiner oder verdünnter Kohlensäure ausgesetzten Pollenschläuche wurden grösstentheils zum Platzen gebracht. Auch hier verhielten sich die verschiedenen Pollenarten verschieden. Einige, insbesondere die Pollenschläuche der Leguminosen, liessen den Plasmainhalt heftig und stossweise austreten; andere dagegen platzten langsam und ruhig und liessen den Plasmainhalt fadenförmig ausfliessen; andere endlich wurden nicht gleich zum Platzen gebracht, sondern schwollen vorher an der Spitze kugelig an.

Ein geringer Kohlensäuregehalt (1—10 %) veranlasste eine bedeutende Förderung des Wachsthums der Pollenschläuche, aber nicht des Turgordruckes derselben. Der Turgordruck erhöhte sich nach und nach, wenn Pollenschläuche, die 20 Minuten lang der Kohlensäure ausgesetzt und dabei angeschwollen waren, eine halbe Stunde der atmosphärischen Luft ausgesetzt wurden.

Aus den genannten Untersuchungen ergiebt sich:

1. Reine Kohlensäure, wenn ihre Wirkung eine bestimmte, im Einzelnen verschiedene Zeit nicht überschreitet, hat auf die Lebensäusserungen des Protoplasmas einen hemmenden, nicht aber einen dauernd schädlichen Einfluss.

2. Die hemmende Wirkung der Kohlensäure ist nicht eine negative, durch die Abwesenheit des Sauerstoffes bedingte, sondern sie ist eine der Kohlensäure specifisch eigenthümliche.

3. Die Kohlensäure erhöht wahrscheinlich in vielen Fällen entweder direct oder indirect die Dehnbarkeit der noch im Wachsthum begriffenen Membran. Sie ruft in vielen anderen, bei nicht ausreichendem Maass der Dehnung, ein Zerreissen der Membran lebender Zellen hervor.

4. Ein geringer Kohlensäuregehalt (1—10 %) befördert das Wachsthum, erhöht aber nicht den Turgordruck der im Wachsthum geförderten Pollenschläuche. Der Turgordruck erhöht sich

nach und nach, wenn die Pollenschläuche, die auf eine kur
Zeitdauer der Kohlensäurewirkung ausgesetzt waren, wieder d
atmosphärischen Luft ausgesetzt werden.

5. Die verschiedenen Pflanzenzellen sind gegen die Kohle
säure in verschiedenem Maasse empfindlich.

6. Die lebenden Pflanzenzellen lassen sich an die stören
Einwirkung der Kohlensäure gewöhnen. Das Plasma ist al
auch der Kohlensäure gegenüber bis zu einem gewissen Gra
accommodationsfähig.

Diese Untersuchungen unternahm ich auf freundliche A
regung des Herrn Prof. Dr. L. Kny, Director des pflanze
physiologischen Instituts der Universität zu Berlin und setz
sie während zweier Jahre fort. Meinem hochverehrten Lehre
der die reichen Mittel seines Institutes zu meiner Verfügu
stellte, mir mit der liebenswürdigsten Bereitwilligkeit Rathschlä
ertheilte und das grösste Interesse dem Fortgang meiner Arbeit
entgegenbrachte, spreche ich hierfür den innigsten Dank au
Zu besonderem Dank bin ich auch Herrn Privatdocenten D
Carl Müller für mannichfache Unterstützung verpflichtet.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VI.

Ansicht der Versuchsanstellung für continuirlichen Gasstrom. Drei nebeneinander gereihte Mikroskope mit drei auf den Tischen derselben befestigten Gaskammern stehen unter sich und mit der Gasometerzuleitung in Verbindung. Das im Gasometer enthaltene Gas wird unter dem Druck des im Aufsatzgefässe befindlichen Wassers ausgetrieben, strömt durch die Waschflasche und die Gaskammern hindurch und kommt blasenweise aus dem am Ende der dritten Gaskammer liegenden Abflussrohre heraus.

Tafel VII.

Fig. 1—7. *Mucor Mucedo.*

Fig. 1. In einem Gemische von 40 % Kohlensäure und 60 % Sauerstoff gekeimte Sporen, welche, anstatt normal zu wachsen, Mycelanschwellungen gebildet und fingerartige Fortsätze ausgetrieben haben. Das Plasma zeigt eine eigenthümliche, schaumige Beschaffenheit. Vier Tage nach der Aussaat. Vergr. 120 mal.

Fig. 2. In einem Gemische von 50 % Kohlensäure und 50 % Sauerstoff gekeimte Sporen, welche ebenfalls runde oder nierenförmige Anschwellungen gebildet haben. Fünf Tage nach der Aussaat. Vergr. 120 mal.

Fig. 3. In einem Gemische von 60 % Kohlensäure und 40 % Sauerstoff gekeimte Sporen, welche zu weiten Anschwellungen ausgewachsen sind. Sechs Tage nach der Aussaat. Vergr. 120 mal.

Fig. 4. In einem Gemische von 70 % Kohlensäure und 30 % Sauerstoff gekeimte Sporen, zu unregelmässigen Mycelanschwellungen ausgewachsen. Sechs Tage nach der Aussaat. Vergr. 120 mal.

Fig. 5. In einem Gemische von 80 % Kohlensäure und 20 % Sauerstoff gekeimte Sporen, welche keulenförmige Anschwellungen gebildet haben. Eine Woche nach der Aussaat. Vergr. 120 mal.

Fig. 6. In einem Gemische von 90 % Kohlensäure und 10 % Sauerstoff gekeimte Sporen, welche auffallend weite Anschwellungen gebildet haben. Ihr Plasma ist sehr vacuolenreich. Eine Woche nach der Aussaat. Vergr. 120 mal.

Fig. 7. Unter Einfluss eines Gemisches von 50 % Kohlensäure und 50 % Sauerstoff gebildete und in demselben acht Tage verbliebene Mycelanschwellungen, welche, in frisches Pflaumendecoct übertragen und der atmosphärischen Luft ausgesetzt, gekeimt und unmittelbar normale Sporangien gebildet hatten. Vergr. 80 mal.

Fig. 8—10. *Mucor racemosus.*

Fig. 8 u. 9. In einem Gemische von 30 % Kohlensäure und 70 % Sauerstoff gebildete Oidien in Kettenform. Vergr. 180 mal.

Fig. 10. Eine in frisches Pflaumendecoct übertragene und daselbst in atmosphärischer Luft rasch gekeimte Oidiumzelle.

Fig. 11. *Digitalis lutea.*

Ein in 10 procentiger Zuckerlösung gebildeter und zwei Stunden nach der Aussaat einem Strome von 90 % Luft und 10 % Kohlensäure ausgesetzter Pollenschlauch. Die Spitze war erst kugelig angeschwollen, hatte dann birnförmige Gestalt angenommen und war als cylindrischer Schlauch weiter gewachsen. Vergr. 120 mal.

Fig. 12—15. *Veronica paniculata.*

Fig. 12. Ein in 10 procentiger Zuckerlösung gebildeter Pollenschlauch, der zwei Stunden nach der Aussaat einem langsamen Kohlensäurestrome 40 Minuten lang ausgesetzt worden war. Die kugelig angeschwollene Spitze hatte in der Luft einen neuen Keimschlauch getrieben, der innerhalb zweier Stunden die Länge des alten erreicht hatte. Vergr. 120 mal.

Fig. 13 u. 14. Zwei wie der vorhergehende behandelte Pollenschläuche. In beiden hatten sich zwei kugelige Anschwellungen in Folge einer zweimal wiederholten Bestreichung mit Kohlensäure gebildet. In Fig. 14 hatte auch die zweite kugelige Auftreibung eine Nachkeimung erfahren. Vergr. 120 mal.

Fig. 15. Ein in 10 procentiger Zuckerlösung gebildeter und zwei Stunden nach der Aussaat einem Kohlensäurestrome 40 Minuten lang ausgesetzter Pollenschlauch. Die kugelig aufgetriebene Spitze wurde zum grössten Theile von einer Vacuole eingenommen. Vergr. 120 mal.

Fig. 16—21. *Digitalis lutea.*

Fig. 16. Ein in 10 procentiger Zuckerlösung gebildeter und $1\frac{1}{2}$ Stunden nach der Aussaat einem Kohlensäurestrome 20 Minuten lang ausgesetzter Pollenschlauch. Die kugelige Anschwellung der Spitze wurde fast ganz von einer Vacuole eingenommen, so dass das Pollenpflänzchen, der Luft ausgesetzt, einen zweiten Keimschlauch an einer zwischen dem Pollenkorn und der aufgetriebenen Spitze liegenden Stelle trieb. Vergr. 120 mal.

Fig. 17. Ein wie der vorhergehende behandelter Pollenschlauch. Da die kugelige Anschwellung der Spitze fast ganz von einer Vacuole eingenommen wurde, so hatte das alte Pollenkorn einen zweiten Keimschlauch getrieben. Vergr. 120 mal.

Fig. 18—21. In 10 procentiger Zuckerlösung gebildete, dann in eine 20-procentige Zuckerlösung übergeführte Pollenschläuche. Der in Stränge vertheilte Plasmainhalt zeigte eine lebhafte Plasmaströmung. Vergr. 120 mal.

Desorganisationserscheinungen der Zelle.

Von

Paul Klemm.

Mit Tafel VIII und IX.

Einleitung.

Das Leben jeder Zelle ist begrenzt. Der Tod ist für sie eine unausbleibliche, allgemeine, in gewissem Sinne also eine normale Erscheinung. Die Ursachen dieser normalen Desorganisation sind uns verborgen [1]) und können nur zugleich mit der Lösung des grossen Räthsels der Physiologie — dem vollen Verständniss dessen, was das Leben ausmacht — gelöst werden.

Aber das Leben ist etwas vom Zusammenwirken so vieler Factoren Bedingtes, dass die Desorganisation sich auch willkürlich durch eine grosse Anzahl von Mitteln herbeiführen lässt.

Selbst bei den unentbehrlichen Kräften und Stoffen ist es ein verhältnissmässig enger Spielraum, innerhalb dessen sie als Erhalter des Lebens wirken. Wird der Spielraum überschritten, so wird früher oder später das Leben vernichtet.

Ausserdem giebt es aber auch Kräfte und eine grosse Anzahl von Stoffen, die dem Leben in jedem Maasse feindlich sind, mögen sie auch erst in höheren Intensitäten unmittelbar zur vollständigen Zerstörung der Organisation, zum Tode führen, oder wie die allgemein unter dem Namen „Gifte“ zusammengefassten auch schon in ausserordentlich geringen.

Die Pflanzenzelle verhält sich nun gegenüber den auf sie eindringenden schädlichen Einflüssen durchaus nicht unter allen

1) Bütschli (Gedanken über Leben und Tod. Zool. Anzeiger, 1882, p. 66 f.) nimmt als Ursache der beschränkten Lebensdauer der Organismen das Aufbrauchen einer dem Ei mitgegebenen Menge eines Lebensfermentes an, das bei höheren Organismen als in den Nucleolen localisirt gedacht wird.

Umständen passiv. Sie giebt das Leben nicht auf ohne einen oft verhältnissmässig lange andauernden Kampf, der in ausserordentlichen, an den ursprünglichen Zustand kaum mehr erinnernden Umwälzungen im Innern der Zelle zum Ausdruck kommen kann, d. h. dem Tode gehen vielfach Desorganisationserscheinungen voraus, gleichviel, ob die Zelle dabei siegt oder unterliegt, ob die Desorganisation reparabel oder irreparabel ist.

Gewiss dürfen die als Stufen der Desorganisation sich abspielenden Veränderungen, die sich durch willkürlich zur Einwirkung gebrachte Einflüsse hervorrufen lassen, lebhaftes Interesse beanspruchen. Und dies um so mehr, je besser diese Agentien ihrer Wirkungsweise nach bekannt sind. Es erscheint dann die Desorganisation nur mehr als eine Reaction des Stoff-Kraftwechselsystems, das wir in der Zelle vor uns haben, gegen einen bekannten Factor als Ursache. Etwas muss aus der Beobachtung solcher Reactionen für die Einsicht herausspringen, sei es auch verhältnissmässig ein kleiner Schritt zur Erklärung des Ganzen.

Von der Erforschung des Zelllebens, zu der die vorliegende Arbeit ein Beitrag sein will, hängt ja so mancher weitere Fortschritt der Physiologie ab, und deshalb muss es sich die Forschung angelegen sein lassen, von möglichst vielen Gesichtspunkten auszugehen, versuchend, von der oder jener Seite in das Verständniss eines Theiles des Getriebes einzudringen, das von anderen Gesichtspunkten aus verborgen blieb.

Der Geschichtsforscher studirt vielfach mit Glück die Verfallperioden, die manches viel deutlicher zu Tage treten lassen, wie die Zeiten normalen Gedeihens. Gewiss, sagte ich mir, wird auch für den Naturforscher, der sich um die Erforschung des Lebens der Zelle bemüht, das Gleiche gerechtfertigt und fruchtbar sein.

Es soll nun hier berichtet werden, was die entsprechenden Untersuchungen über Desorganisationserscheinungen in der Zelle ergaben, jedoch mit Beschränkung auf solche, die durch Einwirkung äusserer Agentien, und zwar stofflicher wie dynamischer, in den Mengen bezüglich den Graden hervorgerufen werden, welche der Zellorganismus auf die Dauer nicht zu ertragen vermag.

Eine Reihe von Beobachtungen über den Gegenstand lagen bereits vor, jedoch keine planmässigen, diesem Gegenstande ausschliesslich gewidmeten.

Die ersten sind vereinzelte Gelegenheitsbeobachtungen und reichen zurück bis in die Zeit, in der die Erkenntniss von der Bedeutung des Protoplasmas sich Bahn brach. Wie das nicht anders sein konnte, waren die Errungenschaften zunächst rein formale. Manche tragen den Charakter von Sprüngen in ein noch völlig dunkles Gebiet. Sie sind freilich oft die einzigen Beobachtungen geblieben und werden in allen zusammenfassenden physiologischen Werken angeführt.

Es sind da die Untersuchungen von Jürgensen [1861][1]), Brücke [1862][2]), M. Schultze [1863][3]), Sachs [1864][4]) und Kühne [1864][5]) zu nennen, welche besonders die Wirkungen der Wärme und der Elektricität verfolgten, ferner die neueren von Pringsheim [1880] über die Wirkung des Lichtes. Pringsheim hat dabei den Absterbeerscheinungen, soweit sie durch das Licht hervorgebracht werden, vollbewusstes Interesse entgegengebracht, so dass dem vor der Hand kaum etwas besonders Wichtiges hinzuzufügen sein wird.

Im Uebrigen war bei den älteren Untersuchungen das Interesse mehr nur den als Reizvorgängen erscheinenden rasch vorübergehenden Störungen gewidmet und für die Wirkungen extremer Temperaturen der Feststellung der Grenzen, bis zu denen eine Steigerung oder Abschwächung ertragen wird, also die Bestimmung des Temperatur-Spielraums, innerhalb dessen pflanzliche Organismen leben können.

Alle diese Beobachtungen beziehen sich aber fast ausschliesslich auf die dynamischen Ursachen der Desorganisation — Wärme, Licht, Elektricität —, nicht auf die materiellen, denen nur von Schultze einige Beachtung geschenkt wurde.

---

1) Studien des physiolog. Inst. zu Breslau, Heft 1.

2) Das Verhalten der sogen. Protoplasmaströme etc. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. zu Wien, 1862.

3) Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen.

4) Ueber d. obere Temperaturgrenze der Vegetation. Flora 1864.

5) Untersuchungen über d. Protoplasma und d. Contractilität.

Auf die Desorganisationserscheinungen der letzterwähnten Art wurde von Pfeffer in seiner Physiologie, sowie an verschiedenen Stellen seiner Arbeit „Ueber Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen" (1886) die Aufmerksamkeit gelenkt, dabei werden besonders die berücksichtigt, zu deren Regeneration die Zelle noch befähigt ist, auch wird der Werth solcher Studien[1]) gebührend hervorgehoben.

Für die Beziehungen, die sich aus dem Thatsachenmaterial für allgemeine Probleme ergeben, waren natürlich auch die in mancher Hinsicht veränderten Anschauungen zu berücksichtigen, die in jüngster Zeit über das Protoplasma geltend gemacht worden sind.

Nur durch eine solche beständige Bezugnahme auf die im Streben um die Erkenntniss des Wahren in's Feld geführten Anschauungen können ja derartige zunächst rein formale Untersuchungen einen tieferen Werth erlangen.

Die Bahnen, in denen sich die Forschung über die Zelle und den Lebensträger in derselben, das Protoplasma (im weitesten Sinne des Wortes), neuerdings bewegt, gehen im Grunde genommen von zwei verschiedenen Standpunkten aus: einerseits von dem des Chemikers, andererseits von dem des Physikers. Die eine Richtung betrachtet den Zellorganismus mehr als einen einheitlichen Chemismus, das ist besonders die von Loew und Bokorny[2]), die andere mehr als Mechanismus, für diese Richtung ist vor allen Berthold[3]) als Hauptvertreter zu nennen. Auch Bütschli[4]) gehört zu denen, die den Standpunkt des Physikers in den Vordergrund stellen, um dem Verständniss der Lebensäusserungen des Protoplasmas näher zu kommen.

Es ist nicht mehr wie natürlich, dass unter den Vertretern dieser Standpunkte jeder bestrebt war, von dem von ihm eingenommenen aus möglichst viel zu erklären, und es wäre gleichfalls nicht mehr wie natürlich, wenn auf beiden Seiten hier und da ein Schritt zu weit gethan und mehr zu erklären versucht worden wäre, als dies berechtigt ist. Ich glaube, das ist ge-

1) l. c., p. 304.
2) Die chemische Kraftquelle im lebenden Protoplasma. München 1882.
3) Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.
4) Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma, 1892.

schehen, ist dies doch auch der gewöhnliche Lauf der Dinge. Es droht aber bei der einseitigen Rücksichtnahme, einerseits auf das, was dem Interesse des Chemikers, andererseits auf das, was dem des Physikers näher liegt, das Charakteristicum des Organismus: die Abhängigkeit der das Leben ausmachenden Kreisprocesse von einander wechselseitig bedingenden, von uns als chemische und physikalische unterschiedenen Vorgängen zu sehr in den Hintergrund zu treten. Erscheint der Organismus nach der einen Denkweise zu sehr als Maschine, so erscheint er nach der anderen zu sehr als Gefäss, in dem chemische Processe sich abspielen.

Im Allgemeinen wird ja heute jeder Naturforscher davon überzeugt sein, dass ein Organismus weder bloss das eine, noch bloss das andere ist, sondern dass chemische und physikalische Processe darin Hand in Hand gehen, dass wir in jedem Zell-Organismus ein Stoff-Kraftwechselsystem vor uns haben, vergleichbar etwa einer Fabrik, nicht nur einer Maschine. Aber beim Eingehen auf specielle Fragen scheint dies manchmal ausser Acht gelassen zu werden.

Als Gang der Untersuchung ergab sich einfach folgender: Es waren die Erscheinungen zu beobachten und zu vergleichen, welche unter Einfluss der absichtlich zur Einwirkung gebrachten und in ihrer Art bekannten Desorganisationsmittel sichtbar werden, oder doch indirect sichtbar zu machen sind. Die Untersuchungen hatten also, wie bereits betont, einen formalen Ausgangspunkt. Es galt zu sehen, ob die Absterbeerscheinungen etwa allgemein Uebereinstimmendes böten und die Differenzen, die zu beobachten sind, nur untergeordneter Art seien, oder ob Unterschiede von tieferer Bedeutung sich ergäben, je nach der Art des desorganisirenden Agens. Es war zu unterscheiden: was ist specifisch, was allgemein?

So konnten die Beobachtungen vielleicht darüber etwas aussagen, inwiefern Veränderungen im Protoplasma möglich sind und welchen Charakter dieselben tragen, Verhältnisse, die einerseits auf den Aufbau, die Structur des Protoplasmas, Schlüsse zulassen und andererseits unter der Berücksichtigung der Desorganisationsmittel uns gewisse Aufschlüsse geben, auf Vorgänge welcher Art die beobachteten Veränderungen

hinweisen, welche Processe also nicht gestört werden dürf ohne dass das Leben dadurch zerstört wird. Es wäre dadur auch der Werth und die Rolle dieser Vorgänge zu beurtheil

Es kam natürlich darauf an, die Versuche so anzustell dass möglichst viele Phasen der Desorganisation beobach werden konnten, also den Uebergang vom Leben zum Tode nic plötzlich, sondern langsam auf eine für die Beobachtung an messene Dauer auszudehnen und danach musste das Maass d wirkenden Agens, also die Intensität der Kräfte oder Conce tration der in Lösung zugeführten Stoffe, gewählt werden.

Es wurden also die Agentien bei nur nach einer Richtu — beim Zuviel — schädlichen Einflüssen in Intensitäten an d Maximalgrenze, bei solchen, die nicht nur durch ein Zuvie sondern auch ein Zuwenig desorganisirend wirken, auch na der Minimalgrenze zur Wirkung gebracht.

Doch wurde nicht versäumt, die Erscheinungen, welc Agentien in unmittelbar tödtlicher, ultramaximaler Höhe hervo bringen, zum Vergleich heranzuziehen.

Besonders wichtig erschien mir auch, zu prüfen, in welch Weise sich die Zelle bei allmählicher Steigerung eines Age bis zu schädlichen Graden gegenüber plötzlicher Einwirkun gleicher Grade verhält, um klar unterscheiden zu können, wa charakteristische Wirkung des Agens, was dagegen nur Reactio auf einen plötzlichen Wechsel der Verhältnisse ist. In dies Beziehung war mancherlei klarzulegen.

Uebrigens ist zu bedenken, dass dasselbe Agens, in dem selben Maasse zur Wirkung gebracht, nicht immer die gleiche Erscheinungen verursacht, nicht bei den Zellen verschieden Pflanzen — das ist ohne Weiteres einleuchtend —, aber auc nicht bei Zellen derselben Art und derselben Pflanze, ja di einzelnen organischen Theile einer Zelle brauchen nicht i gleicher Weise von ein und demselben Agens angegriffen z werden. Diese Empfindlichkeit kann aber auch nach Ze und Umständen an demselben Objecte verschieden sein. E wird heute überwunden, was morgen bei veränderter Constell tion vielleicht zur Todesursache wird.

Die Symptome für den Eintritt der irreparablen De organisation, für den Tod, sind in den meisten Fällen ausgepräg

genug, als dass man zu besonderen Hilfsmitteln greifen müsste, um den Tod festzustellen. In zweifelhaften Fällen vergewisserte ich mich durch eine Prüfung auf die Contractionsunfähigkeit beim Zufügen wasserentziehender Lösungen oder durch eine Probe, ob die für gewisse Farbstoffe erst mit dem Tode eintretende Fähigkeit der Farbstoffspeicherung bereits vorhanden sei. Es wurde dazu meist Nigrosin verwendet, ein Farbstoff, der selbst für vollständig unschädlich gelten kann[1]).

Die Mittel, die die Veranlassung zur Desorganisation werden können, können Imponderabilien oder Ponderabilien sein, können Bewegungsformen oder aber materieller Art sein. In letzterwähnter Beziehung kann ebensogut eine Zuführung von schädlichen Stoffen, wie ein Mangel an nothwendigen den Tod herbeiführen. Schliesslich können auch rein mechanische Eingriffe das Leben zerstören.

Die Desorganisation durch mechanische Eingriffe, wie auch durch Mangel an Stoffen, die zum Leben nothwendig sind (Wasser, Sauerstoff, Nährstoffe), sind in der vorliegenden Arbeit nicht berücksichtigt, dürften auch im Zusammenhange mit derselben wenig Interesse beanspruchen.

Von der grossen Anzahl von Stoffen, die die Zelle zum Absterben bringen können, konnten natürlich nicht alle berücksichtigt werden. Ich bin bei der Auswahl so vorgegangen, dass ich Repräsentanten verschiedener wichtiger Körpergruppen, die einen besonders ausgeprägten chemischen Charakter haben, den Zellen zugeführt und beobachtet habe, ob jeder dieser Gruppen besonders charakteristische Desorganisationserscheinungen zukommen. Die Auswahl der Stoffe, für welche die Gruppirung von Loew[2]) mir willkommene Anhaltspunkte bot, wird an der entsprechenden Stelle genauer besprochen werden.

Als Untersuchungsmaterial benutzte ich hauptsächlich die Objecte, an denen schon immer Protoplasmastudien vorgenommen worden sind, weil sie sich durch Grösse und relativen Reichthum an Protoplasma als besonders günstig für die

1) Pfeffer, Anilinfarbstoffe, p. 268.

2) Ein natürliches System der Giftwirkungen. München 1893.

Beobachtung erwiesen haben, nämlich Plasmodien von Myxomyceten *(Chondrioderma difforme, Didymium microcarpum)*, Haare von *Cucurbita, Momordica, Urtica,* die Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica,* Zellen von *Spirogyra,* Schläuche von *Vaucheria,* wie auch von einigen marinen Siphonaceen, *Bryopsis, Derbesia,* ferner von *Saprolegnia* und schliesslich die Wurzelhaare von *Trianea bogotensis*, die für Stoffeinwirkungen den nicht zu unterschätzenden Vortheil besitzen, das Eindringen nicht zu erschweren, was bei den mit einer mächtigen Cuticula umkleideten Objecten der Fall ist.

Besonders aber auch deshalb benutzte ich die genannten Objecte, weil sie durch die mannigfach an ihnen vorgenommenen Untersuchungen gut bekannt sind. Doch habe ich mich keineswegs ausschliesslich auf dieselben beschränkt, sondern gelegentlich mit den verschiedensten Objecten experimentirt.

Dass jene Objecte durch besonders lebhafte Bewegungsfähigkeit des Cytoplasmas ausgezeichnet sind, konnte für die vorliegenden Untersuchungen auch nur ein günstiger Umstand sein, weil dadurch die Anwartschaft gegeben war, auch an etwaigen Veränderungen der Bewegung Wirkungen der Agentien zu erkennen.

Das wichtigste für die Beobachtung war natürlich das allen Zellen gemeinsame: Cytoplasma und Zellkern. Deshalb habe ich auf diese mein Hauptaugenmerk gerichtet und von einer Berücksichtigung der Chlorophyllkörper und ihrer homologen Gebilde abgesehen.

Die Beziehungen des Saftraumes zum Cytoplasma lassen es wohl als selbstverständlich erscheinen, dass er stete Berücksichtigung erfuhr.

Desorganisation durch abnorme Temperaturen.

A. Abnorm hohe Temperatur.

Die Erscheinungen, welche bei Einwirkung abnorm hoher Temperaturen eintreten, wurden von Sachs[1]) beobachtet, auch bei M. Schultze[2]) finden sich eine Reihe Beobachtungen darüber.

Die Kenntniss der Wirkungen abnorm niedriger Temperaturen stützt sich hauptsächlich auf die Versuche Kühne's[3]). Es sind erste Versuche, weder sehr zahlreich, noch sehr genau, werden aber, da ausser einigen Controlversuchen von Hofmeister[4]) keine weiteren seither angestellt worden zu sein scheinen, überall angeführt.

Von Sachs[5]) sowie auch von Hofmeister[6]) und Pfeffer[7]) wird hervorgehoben, dass die sichtbaren Formänderungen im Protoplasma, die einerseits von abnorm hoher, andererseits von abnorm niedriger Temperatur hervorgebracht werden, eine auffallende Uebereinstimmung zeigen.

Diese Uebereinstimmung besteht in dem Aufhören der Bewegungsfähigkeit, dem Eintreten eines Starrezustandes, dem eventuell eine Zusammenballung oder Absonderung von Protoplasmamassen vorausgeht.

In den Experimenten, die M. Schultze an *Tradescantia*-Haaren, Brennhaaren von *Urtica* und *Vallisneria*-Zellen anstellte, starb das Plasma sicher bei 47—48° C ab. Schultze berichtet nicht, dass er dabei allgemein Formänderungen beobachtet. Doch heisst es: „Bei schneller Erwärmung auf 40° und darüber sah ich bei *Urtica* oft dieselben merkwürdigen Veränderungen des Protoplasmas eintreten, wie sie Brücke durch starke Schläge des Magnetelektromotors erzeugte". Aus dieser Mittheilung

---

1) l. c., Flora 1864.
2) Das Protoplasma d. Rhizopoden und d. Pflanzenzellen, 1863, p. 48.
3) Untersuchungen über das Protoplasma, 1864, p. 101.
4) Zelle, p. 53.
5) Experimental-Physiologie, p. 67.
6) Zelle, p. 53 ff.
7) Physiologie II, p. 385.

Schultze's ist ersichtlich — und ich möchte dies ausdrücklich hervorheben —, dass er offenbar nur „bei schneller Erwärmung“ diese Formänderung eintreten sah.

Sachs beobachtete an Kelchhaaren von *Cucurbita*, die zwei Minuten in Wasser einer Temperatur von 46—47° verweilt hatten, vorübergehende Starre. Formänderungen waren in diesem Falle nicht eingetreten, doch sah Sachs solche auftreten in Haarzellen von *Cucurbita*, die zehn Minuten in Luft von 40—50,5° verweilt, ja in Kürbispflanzen, die 25 Minuten in Luft von 50—51° gebracht worden waren und in letzterem Falle eine Stunde in Wärmestarre verharrt hatten.

Die Formänderungen bestanden darin, dass sich das Protoplasma in grosse wandständige Klumpen contrahirt und in manchen Zellen eine schaumige Masse mit zahlreichen Vacuolen gebildet hatte.

Nach vier Stunden waren diese Veränderungen wieder rückgängig gemacht.

Man sieht also auch aus den Versuchen von Sachs, dass höhere Temperaturen wohl auffallende Formänderungen zur Folge haben können, dass dies aber nicht immer der Fall ist.

Es galt zu entscheiden, unter welchen Bedingungen das eine, unter welchen das andere eintritt.

Nach den Experimenten, die ich mit Hilfe des von Pfeffer[1]) angegebenen Apparates, mit dem sich höhere Temperaturen leicht für lange Zeiten constant erhalten lassen, oder auch eine allmähliche Steigerung möglich ist, über die Wirkungen höherer Temperaturen anstellte, verlaufen die sichtbaren Veränderungen anders, je nach der Schnelligkeit der Steigerung bis zu der hohen Temperatur und nach der Dauer.

Zunächst sei hervorgehoben, dass eine allmähliche Erwärmung bis zu Graden getrieben werden kann, bei deren plötzlichem Einwirken unmittelbar der Tod eintritt.

So war in Haaren von *Momordica* noch Bewegung vorhanden, als die Temperatur allmählich (in einer halben Stunde) von 16

1) Ein neuer heizbarer Objecttisch etc. Zeitschrift f. wissensch. Mikroskopie, 1890, p. 433 ff.

auf 48° gebracht worden war, während die Haare in Präparaten, die unmittelbar in den auf 45° angeheizten Apparat gebracht worden waren, in kurzer Zeit wärmestarr waren und in anderen Präparaten, die zehn Minuten lang dieser Temperatur ausgesetzt waren, nicht wieder Plasmabewegung, sondern alle Anzeichen des Todes wahrnehmen liessen. Aehnliches war an *Trianea*-Wurzelhaaren zu beobachten, von denen in einem Präparate nur ein einziges unter 20 Haaren, die an dem Wurzelstück sassen, ein zehn Minuten langes Erwärmen auf 45° ertragen hatte.

Die sichtbaren Veränderungen in den langsam auf höhere Temperaturen gebrachten Zellen sind nun ausserordentlich gering. Sie betreffen weniger die Configuration, als die Bewegungserscheinungen des Plasmas. Zunächst tritt bei der Erwärmung über das Optimum ein Erregungszustand ein, das Protoplasma strömt mit fieberhafter Schnelligkeit.

In den *Momordica*-Zellen werden die Leucoplasten von den Strömen mit grosser Geschwindigkeit fortgetragen und oft um den Kern zusammengeschwemmt. Das Bild des Plasmanetzes und die Lage des Kernes wechseln rasch, ohne jedoch abnorm zu erscheinen.

Bei der Steigerung auf noch höhere, dem Temperaturmaximum nähere Grade tritt eine Verlangsamung der Strömung ein und oft zitternde Bewegung der Plasmastränge. Wohl bilden sich auch hier und da Klumpen, aber eine typische erhöhte Neigung dazu ist nicht zu beobachten. Der Starrezustand tritt ohne jedwede auffallende Formveränderungen ein.

Ich werde einen solchen Versuch etwas ausführlicher beschreiben; aus demselben geht zugleich hervor, dass ein allmähliches Erwärmen selbst bis 51° noch nicht zum Tode zu führen braucht.

Haare von *Momordica* und *Tradescantia,* die in einem Zeitraum von 50 Minuten von 15° auf 51° gebracht worden waren, erwiesen sich nicht nur als lebendig, wie aus dem Zurückkehren der Strömung nach Herabsetzung der Temperatur hervorging, sondern es wurde in einer *Momordica*-Zelle sogar noch eine Verschiebung eines genau in's Auge gefassten, in einem Plasmafaden nahe dem Zellkern gelegenen Leucoplasten beobachtet.

Im Einzelnen wurde Folgendes festgestellt. Nach sieben Minuten, als die Temperatur auf 37 ° gestiegen war, war die Configuration eine ganz normale, die Strömung in den straffen Fäden war in Beschleunigung begriffen, die bei 40 ° nach zehn Minuten noch zugenommen hatte. Auch bei einer Temperatur von 44 °, die nach 20 Minuten erreicht worden war, strömte das Plasma noch lebhaft, doch schien mir die Schnelligkeit bereits abzunehmen. Deformationen waren weder in den *Momordica-*, noch in den *Tradescantia*-Haaren zu erkennen, nur in einigen *Trianea*-Haaren. Als nach einer halben Stunde die Temperatur auf 47 °, ja selbst als sie nach 38 Minuten auf 48 ° gestiegen war, fand noch langsame Strömung in den straffen Fäden statt. Die Bewegung nahm nun immer mehr ab, aber selbst, als nach 50 Minuten eine Temperatur von 51 ° erreicht war[1]), war noch nicht vollständige Starre eingetreten.

Ich liess das Präparat mit den im Hängetropfen einer Glas- oder Metallkammer[2]) nebeneinander liegenden Objecten etwa zehn Minuten in dieser Temperatur, die sogar noch um einige Zehntelgrade gestiegen war. Das Plasma war jetzt erstarrt. Doch zeigten die Netze kein vom normalen Typus wesentlich verschiedenes Bild bei *Momordica* und *Tradescantia*, nur bei den *Trianea*-Haaren war augenscheinlich der Tod eingetreten, das Plasma hatte sich an der Spitze der Haare contrahirt und einen bräunlichen Schimmer angenommen. Ich entfernte jetzt die Kammer aus dem Apparat. Als ich die Objecte in derselben am anderen Tage wieder beobachtete, waren alle Haare abgestorben, das Plasma auch derjenigen von *Momordica* und *Trianea* lag stark und mit unregelmässigen Umrissen contrahirt in der Mitte der Zellen.

Diese Contraction zeigt, dass der Tod, wenn auch gewiss in Folge der Temperaturerhöhung, erst nachträglich eingetreten war, denn beim Herausnehmen des Präparates überzeugte ich mich, dass das Plasma den Membranen anlag. Nur die *Trianea*-Haare machten davon, wie bereits erwähnt, eine Ausnahme.

---

1) Vergl.: Hauptfleisch, Untersuchungen über die Strömung des Protoplasmas, p. 209.

2) Pfeffer, l. c., p. 436 u. 437.

Treibt man die Temperaturerhöhung aber continuirlich noch höher auf ultramaximale Grade, so findet das Absterben ohne Contraction statt. Das Plasma coagulirt offenbar rasch, es wird fixirt, ebenso wie wenn es unmittelbar in sehr hohe Temperaturen gebracht, etwa der Siedehitze ausgesetzt wird.

Dem auf diese Weise abgetödteten Plasma ist stets ein auffällig granulöses Aussehen eigen. Schon bei schwachen Vergrösserungen tritt dies deutlich hervor.

Bemerkenswerth für den Einfluss continuirlich gesteigerter Temperatur ist, dass der osmotische Druck bis zum Eintritt des Todes nicht schwindet.

Anders ist dies, wenn man erst nach längerer Zeit, aber schliesslich doch auch den Tod herbeiführende abnorm hohe Temperaturen einwirken lässt. Dann contrahirt sich das Plamas während des Absterbens. In Haaren von *Momordica*, an denen ich dies besonders studirte, war diese Contraction ganz charakteristisch. Das Plasma hatte sich nur von den Aussenwänden abgehoben, war dagegen an den benachbarten Zellen gemeinsamen Querwänden haften geblieben. So in Präparaten, die allmählich auf 49° gebracht, 3—4 Stunden in dieser Temperatur verweilt hatten.

Weit mehr in die Augen fallende Erscheinungen gehen aber im Plasma vor, wenn man dasselbe kurze Zeit unmittelbar der oberen Grenze nahen Temperaturgraden aussetzt. Da spielen sich heftige Revolutionen ab, wie dies Sachs[2]) so anschaulich geschildert hat: Beschleunigung der Strömung, darauf ein wahrer Tumult, Fortwälzen grösserer Protoplasmamassen, Hinziehen der Fäden nach den sich bildenden grösseren Plasmamassen, die eine Zeit lang (5—10 Minuten) in Ruhe verharren, um dann mit der Wiederausgestaltung ihrer normalen Configuration zu beginnen. Es ist leicht, dieses Experiment mit dem gleichen Erfolge zu wiederholen, doch ist zu bedenken, dass die Beobachtung hier wie in den übrigen von Sachs ausgeführten Experimenten erst einsetzt, wenn die Objecte bereits der höheren Temperatur entzogen sind und bereits wieder eine Abkühlung stattfindet, die bei der Kleinheit der Objecte rasch vor sich geht. Man kann

1) Flora 1864, p. 65.

daraus nicht schliessen, ob die Ballungen sich schon während der Erwärmung gebildet hatten, denn man hat die Wirkung einer Erwärmung und darauf folgenden Abkühlung vor sich.

Es galt, die plötzliche Wirkung höherer Temperatur auch unmittelbar zu beobachten.

Ich wählte Temperaturen zwischen 42 und 45°, da höhere unmittelbar einen länger andauernden Starrezustand, wenn nicht den Tod zur Folge haben.

Brachte ich also eines meiner Objecte unmittelbar aus Zimmertemperatur in den auf 42—45° eingestellten Mikroskop-Thermostaten, so trat zunächst eine kurze Stockung, bald aber ein Erregungszustand ein. Derselbe äusserte sich in lebhaften, aber ausserordentlich unregelmässigen Bewegungen. Dabei kommt es zu Stauungen, Knotenbildungen und Zerreissungen der Fäden. Aber die Veränderungen erreichen beim Verweilen in dieser Temperatur nicht den Umfang, wie in den Versuchen von Sachs, sondern sie verschwinden bald wieder. Es bildet sich ein meist einfacheres, als das ursprüngliche Plasmanetz, mit mehr oder weniger rascher Bewegung. Schliesslich verfällt das Protoplasma einer allmählichen, mit keiner anderen besonderen Erscheinung, als einer Contraction verbundenen Desorganisation.

Anders aber, wenn man die Objecte während des Erregungsstadiums der Einwirkung der höheren Temperatur wieder entzieht. Dann, und nur dann, treten die Formänderungen in jener prägnanten Weise auf.

Alles das weist darauf hin, dass diese Veränderungen nicht eine specifische Wirkung der Wärme sind, sondern als die specifische Wirkung des plötzlichen Wechsels der Temperatur, als eine Schreckwirkung aufzufassen sind, wie wir sie in ganz ähnlicher Weise auch in vielen anderen Fällen beobachten können, so bei electrischen und zahlreichen chemischen Einwirkungen. Sie treten bis zu einem gewissen Grade schon bei plötzlicher Erhöhung der Temperatur, noch auffallender aber nach kurzem Aufenthalt in hoher Temperatur, also nach rascher Erhöhung und darauf folgender rascher Abkühlung ein.

Was ist nun die specifische Wirkung der Wärme?

Dass es die Deformationen nicht sind, geht klar aus den Experimenten hervor. Es bleibt nur die Granulation, die für

das durch Wärme desorganisirte Plasma charakteristisch ist, mag dasselbe im übrigen durch Siedetemperatur in seiner Configuration fixirt, oder durch längere oder kurze Erwärmung nahe der oberen Grenze unter Contraction dem Tode verfallen sein. Diese Granulation tritt aber erst auf der letzten Stufe der Desorganisation — mit dem Tode — ein. Die Desorganisation durch höhere Temperatur erfolgt also, ohne dass allgemein bestimmte charakteristische Erscheinungen vorhergingen.

B. Abnorm niedrige Temperaturen.

Auch die Veränderungen, die das Plasma bei Einwirkung abnorm niedriger Temperaturen erfährt, zeigen ebensowenig eine äussere Uebereinstimmung, wie die bei höheren Temperaturen. Auch hier kann ein allmähliches Erlöschen der Bewegung das einzige äussere Merkmal einer eingeleiteten Veränderung sein.

Angaben über die Wirkung abnorm niedriger Temperaturgrade finden sich besonders bei Kühne[1]), Sachs[2]), Hofmeister[3]), Nägeli[4]).

Die Deutung der Beobachtungen über Veränderungen durch niedrige Temperaturgrade leidet aber ebenfalls unter dem Umstande, dass auf Extensität und Intensität, plötzliche oder allmähliche Einwirknng nicht genug Rücksicht genommen wurde.

Sicher ist, dass durch rasche Abkühlung ausserordentlich auffällige Formveränderungen eintreten können. Es zeigte dies schon der überall in der Literatur angeführte, zu einer gewissen Berühmtheit gelangte Versuch Kühne's[5]) mit *Tradescantia*-Haaren, in denen das Plasma nach einer Abkühlung bis auf — 14° in eine Anzahl kugeliger Tropfen zerfallen war. Doch war damit das Leben nicht erloschen, denn bald, schon nach 10 bis 15 Secunden begann erneute Bewegung, und nach zehn Minuten war die Wiederausgestaltung zur normalen Configuration vollendet.

---

1) Untersuchungen über das Protoplasma, 1864, p. 101.
2) Experimental-Physiologie, p. 61.
3) Zelle, p. 53 f.
4) Botan. Mittheilungen, p. 59.
5) l. c., p. 100 f.

Auch Hofmeister[1]) erwähnt ähnliche Beobachtungen mit dem gleichen Ergebniss.

Es ist aber zu beachten, dass in allen diesen Fällen die Einwirkung kurz und unvermittelt war, sie dauerte fünf Minuten in dem erwähnten Versuche Kühne's (auf — 14°), zehn Minuten in dem von Hofmeister (auf — 8°).

Ich habe solche Experimente plötzlicher Temperaturerniedrigung wiederholt, sie auch bis zur tödtlichen Wirkung gesteigert, dann aber auch für die niederen Temperaturen die Wirkungen analog wie für die höheren bei unmittelbarer Beobachtung verglichen.

Bei dieser Wiederholung verfuhr ich auf die nachstehend geschilderte Weise, die eine genaue Ablesung der Temperatur, denen die Objecte ausgesetzt waren, gestattete. In dieser Beziehung haftet dem Versuche Kühne's, der die Haare an die Wand eines dünnen Platintiegels brachte, den er in eine Kältemischung einsenkte, ein Mangel an.

Ich brachte die Objecte in den unteren Theil eines Reagensgläschens oder auch an die Kugel des Thermometers, welches in dieses Reagensgläschen bis nahe an den Boden herabgesenkt und durch einen dichten Baumwollpfropf an der Mündung darin festgehalten wurde. Die Objecte befanden sich also in Luft. Das Reagensrohr wurde nun in die Kältemischung eingesenkt. Nach Verlauf von 5 Minuten war die Constanz der Temperatur erreicht, wenn das Glas schon vorher in der Kältemischung verweilt hatte. Die Objecte wurden dann zur Beobachtung in Wasser von 0° eingelegt, um einen nicht zu hohen Temperatursprung eintreten zu lassen.

Etwa eine Viertelstunde einer Temperatur von — 13° ausgesetzte Haare von *Momordica* und *Trianea,* sowie *Chara*-Sprosse und *Spirogyra*-Fäden waren auf diese Weise abgetödtet worden. Auffallende Formveränderungen waren bei keinem der Objecte zu beobachten. In jungen *Trianea*-Haaren hatte sich das Plasma an der Spitze etwas contrahirt, in älteren kaum. Im Uebrigen war das einzige Bemerkenswerthe wiederum ein stark granulöses Aussehen. Die Strombahnen waren deutlich als granulöse Leisten

---

1) Zelle, p. 54.

zu erkennen. In den *Momordica*-Haaren waren die Plasmanetze theilweise verschwunden, eine Contraction war gar nicht, oder nur sehr schwach eingetreten. Kugelige Absonderungen oder Varicositäten aber waren in keinem Falle zu beobachten. In den *Chara*-Sprossen war das Plasma gar nicht oder schwach contrahirt, nur in den Endzellen stärker. Die Chlorophyllkörper hatten ihre Anordnung beibehalten. Zu erheblichen Umgestaltungen im Plasma war es nicht gekommen.

Etwas anders gestalteten sich die Verhältnisse, wenn die gleichen Objecte kürzere Zeit, etwa zehn Minuten, einer nicht ganz so tief unter dem Gefrierpunkte liegenden Temperatur ausgesetzt wurden, nämlich —6°. Da hatten sich Varikositäten, in manchen Zellen auch Lostrennungen von Plasmaportionen, in denen bald wieder Bewegungen wahrzunehmen waren, kurz, die von Kühne geschilderten Veränderungen eingestellt.

Zu den Versuchen der unmittelbaren Beobachtung des Plasmas während der Herabsetzung der Temperatur unter den Gefrierpunkt wurde das Glasgefäss des Pfeffer'schen Mikroskop-Thermostaten benutzt. Es wurden zunächst Eisstücke in das Wasser des Gefässes gebracht, von Zeit zu Zeit ein Theil des Wassers entfernt und schliesslich durch Einschütten von Salz und neuen Eisstücken die Temperatur immer mehr herabgedrückt, bis das Thermometer in der Kältemischung — 5° zeigte. Das Objectiv war wie in den Wärmeversuchen durch eine Glaskappe geschützt.

Das Plasma strömte während der Temperaturerniedrigung ruhig weiter, wenn auch langsam, selbst noch bis das Thermometer — 2° anzeigte. Auch bei noch niederer Temperatur waren Veränderungen in der Configuration des Plasmas eingetreten, wie sich aus dem Vergleich von Skizzen, die von Zeit zu Zeit aufgenommen wurden, feststellen liess. Ein solches Object wurde drei Stunden beobachtet, nachdem die Herabminderung der Temperatur im Verlaufe einer Stunde bewerkstelligt worden war.

Es war in keiner der Haarzellen des Präparates irgend eine Andeutung von abnormen Veränderungen während dieser Zeit wahrzunehmen. Das Plasma strömte, nur wurden die Bewegungen immer langsamer und waren schliesslich erloschen, sie kehrten aber wieder, als die Temperatur wieder eine allmähliche Steigerung

erfuhr. Bei $+5^{\circ}$, etwa $3^{3}/_{4}$ Stunden nach Beginn des Versuches war schon wieder lebhafte Strömung vorhanden.

Also auch abnorm niedrige Temperaturen bringen an sich keine wesentlichen Formänderungen hervor. Nur ein rascher Wechsel vermag solche zu veranlassen.

Es war nach diesen Versuchen vorauszusehen, dass eine zuerst über das Optimum gesteigerte und dann plötzlich herabgedrückte Temperatur dieselben Erfolge haben würde, wie kurze Einwirkung sehr hoher und sehr niedriger Grade. Das ist der Fall und wurde bei einem Temperatursprunge von 35° herab auf 2° sehr klar beobachtet.

Bei einer allmählichen Annäherung an die obere, wie an die niedere Grenze der Temperatur ist nur ein Erstarren sichtbar und dieser Starrezustand geht bei Ueberschreitung der ultramaximalen und ultraminimalen Grenze ohne sichtbare Veränderungen in die Todtenstarre über; der Turgor bleibt in beiden Fällen offenbar bis zum Eintritt des Todes erhalten, und je extremer die Grade, desto geringer sind die Deformationen.

Contractionen des Plasmas finden in erheblichem Maasse nur bei Temperaturen, die nach längerer Zeit Absterben verursachen, statt. Sie sind also nur der Ausdruck der allgemeinen Schädigung, nicht specifische und unmittelbare, die Desorganisation durch abnorme Temperaturen nothwendig begleitende Wirkungen.

Diese sind lediglich innere, molekulare und finden ihren Ausdruck schliesslich nur in dem granulösen Aussehen des durch extreme Temperaturgrade getödteten Plasmas.

Desorganisation durch Licht.

Es sei zunächst daran erinnert, dass für uns hier nur die unmittelbaren Wirkungen verschiedener Lichtintensitäten auf das Protoplasma in Betracht kommen, nicht auch die mittelbaren, die der Anstoss zur Assimilation werden, deren Verhinderung bei den selbstständig assimilirenden grünen Pflanzen durch Hervorrufen eines Hungerzustandes zur Desorganisation führen, deren Uebermaass wohl auch schädlich auf das Gedeihen der Pflanze wirken kann, wenn auch bis jetzt nicht bekannt ist, dass durch

solche Missverhältnisse in Folge einer Ueberproduction gewisser Stoffe Desorganisation eintreten könnte; jedenfalls geschieht dies nicht unmittelbar.

Im Gegensatz zu den Temperaturbedürfnissen ist für das Licht nur gewiss, dass es eine obere Grenze giebt. Eine untere ist bis jetzt nicht erwiesen.

Nach der zur Genüge bekannten Thatsache zu urtheilen, dass chlorophyllfreie Organismen auch im Dunkeln nicht zu Grunde gehen, sondern sich in normaler Weise zu entwickeln im Stande sind, wäre allerdings das Licht für das Leben des Protoplasmas überhaupt nicht nothwendig. Doch sagt dies zunächst nur mit Sicherheit, dass die untere Grenze sehr tief liegt, denn von absoluter Dunkelheit kann bei solchen Experimenten nicht die Rede sein.

Für das Bestehen einer unteren Lichtgrenze würden indess die Beobachtungen sprechen, dass Lichtmangel auf gewisse Leistungen des Protoplasmas hindernd wirkt[1]), wie aus Experimenten Hofmeister's und Baranetzky's, die in Pfeffer's Pflanzenphysiologie besprochen sind, hervorgeht.

Jedenfalls ist die Lösung der Frage, ob das Licht unmittelbar nothwendig ist und ob vollständige Lichtentziehung Desorganisation hervorzurufen vermag, eine selbstständige und wahrscheinlich nicht leichte Aufgabe.

Hier können nur die Desorganisationserscheinungen an der oberen Grenze der Lichtintensität berücksichtigt werden.

Durch die Experimente Pringsheim's[2]) ist es sicher gestellt, dass sehr hohe Lichtintensitäten Desorganisation des Protoplasmas und den Tod hervorrufen können.

Besonders wirksam erwiesen sich die stärker brechbaren Strahlen des Spectrums. Bedingung aber ist die Gegenwart von Sauerstoff. Ohne diesen erweist sich das Protoplasma als immun gegen die Einflüsse des Lichtes.

Uns interessiren an dieser Stelle hauptsächlich die Erscheinungen innerhalb der Zelle selbst.

---

1) Pfeffer, Physiologie II, p. 129 u. p. 386 f.

2) Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XII, p. 326 u. 340 f.

Auch die Desorganisation durch hohe Lichtintensitäten erfolgt ohne wesentliche und heftig verlaufende Formänderungen. In Bewegung befindliches Plasma stellt seine Bewegungen ein, noch ehe der Tod eintritt, so dass man zur Lichtstarre gebrachtes Protoplasma wieder zum vollen Leben zurückrufen kann. Es ist im Wesentlichen ein Erstarrungsprocess, der um so rascher verläuft, je intensiver die Lichtwirkung ist.

Sogar die Chlorophyllkörper, die durch andere desorganisirende Agentien so häufig blasig anschwellen, verquellen und stoffliche Trennungen erfahren, behalten ihre Formen.

Mit der Contraction des Protoplasmas hat es folgende Bewandtniss. An der insolirten Stelle erfolgt keine oder eine nur ausserordentlich geringe, während an der Grenze und in den übrigen noch in Mitleidenschaft gezogenen Theilen sich der Protoplast etwas von der Wand abhebt.

Pringsheim hebt dies für *Nitella* ausdrücklich hervor[1]) und hat dies auch für *Tradescantia* (Taf. XV, Fig. 4) abgebildet, wo nur bei den an der Randzone des Sonnenbildchens gelegenen Zellen Contractionen dargestellt sind.

Nach der Schilderung Pringsheims machen sich Störungen im Zellinhalt von *Spirogyra* nächst dem Erlöschen der Strömung in einer Anschwellung des Centralplasmas, in welchem der Kern suspendirt ist, geltend und in einem Durchreissen der Stränge. Ferner beobachtete Pringsheim das Auftreten von Plasmaknoten (abgebildet auf Taf. XI, Fig. 9). Der Kern verändert meist seine ursprüngliche Lage und erhält ein körniges Aussehen.

Das sind indessen alles Veränderungen, denen keine grosse Bedeutung zugeschrieben werden kann, die auch bei anderen Todesarten zu beobachten sind.

Pringsheim[2]) hebt hervor, dass Licht und Wärme „ähnliche, wenn auch nicht identische Veränderungen" im Zellinhalte hervorbringen. Dieser Schluss ist vollberechtigt.

In einem späteren Capitel[3]) kommt der genannte Forscher nochmals auf diese Veränderungen zu sprechen und weist auf

1) l. c., p. 333.
2) a. a. O., p. 337 f.
3) a. a. O., p. 366.

die Schwierigkeiten hin, die specifischen Wirkungen des Lichtes von den allgemeinen Todeserscheinungen des Protoplasmas, die in ähnlicher Weise auch bei anderen Todesarten eintreten, zu unterscheiden.

Was ist nun das Typische, das Specifische für die Desorganisation durch Licht abnorm hoher Intensität?

Wenn ich die Beschreibungen Pringsheim's und die eigenen Untersuchungen, die ich unternahm, um durch Autopsie die Desorganisation des Plasmas im Licht kennen zu lernen, mit den Desorganisationserscheinungen durch andere Agentien vergleiche, so kann ich weder habituelle noch structurelle Veränderungen entdecken, die der Desorganisation durch Licht allein eigen wären. Weder das Eintreten eines Starrezustandes, noch Knotenbildungen und Plasmaconcretionen, noch Granulation, die auch hier am deutlichsten im Zellkern hervortritt, sind Erscheinungen, die dem Lichttode ausschliesslich, oder doch in erhöhtem Maasse zukommen.

Ein wesentlicher Unterschied zwischen den durch Licht und Wärme in extremen Graden hervorgerufenen Erscheinungen beruht aber darauf, dass durch Licht niemals so intensive Massenbewegungen herbeigeführt werden, auch nicht bei plötzlicher Einwirkung, wie dies durch plötzlichen Temperaturwechsel geschieht.

Im Uebrigen arbeiten bis zum Ultramaximum gesteigerte Lichtintensitäten unmittelbar auf Fällungen im Plasma und Erstarrung desselben hin.

Eine Vacuolisirung ist nicht zu beobachten und Contractionen treten nur unter Umständen auf, nämlich dann, wenn die Intensität des Lichtes vom Ultramaximum so weit entfernt war, dass sie das Plasma zwar stark schädigte, aber doch erst nach längerer Zeit den Tod herbeizuführen vermochte.

Desorganisation durch Elektricität.

Ueber die Einwirkung elektrischer Bewegungen auf das Protoplasma liegt eine ausserordentlich reiche Literatur vor. Der Beginn dieser Studien reicht zurück bis auf die Zeit, in

welcher die Discussion über den Charakter des Protoplasma im Gange war, als deren Ergebniss die Erkenntniss der Identität des thierischen und des pflanzlichen Protoplasmas und der Reizbarkeit desselben anzusehen ist.

Die Frucht dieser Studien waren die Reihe bekannter, im Anfang der 60er Jahre erschienener Arbeiten von Jürgensen (1861), Brücke (1862), Heidenhain (1863), M. Schultze (1863) und Kühne (1864) [s. Literaturverzeichniss]. Ihnen reiht sich als weiterer Beitrag noch die Arbeit von Velten (Flora 1873) an.

Sind uns durch diese Untersuchungen auch eine Summe von Thatsachen über die Einwirkung elektrischer Reize bekannt geworden, so geben sie doch kein völlig klares Bild über die durch Elektricität hervorgerufenen Desorganisationserscheinungen. Um diese zu charakterisiren, waren manche Ergänzungs- und Controlversuche nothwendig.

Eine durch vollste Klarheit ausgezeichnete sichtende Darstellung der bis dahin bekannten Erscheinungen hat Sachs in seiner „Experimental-Physiologie“[1]) gegeben.

Fast in allen späteren zusammenfassenden oder referirenden Werken wird den durch Elektricität veranlassten Desorganisationserscheinungen eine grosse Aehnlichkeit mit den durch abnorme Temperaturen und mechanische Eingriffe hervorgerufenen zugesprochen. Welche Bewandtniss es mit einer solchen Uebereinstimmung hat, werden wir bald sehen.

Die Intensität der elektromotorischen Kräfte muss übrigens, wie sich durch alle Versuche gezeigt hat, sehr hoch sein, wenn eine sichtbare Wirkung auf das Plasma hervorgerufen werden soll. Auch ist bemerkenswerth, dass die maximale und minimale Grenze der desorganisirend wirkenden Intensitäten sehr nahe beieinander liegen, so dass die Experimente sehr leicht unmittelbar zum Tode führen oder überhaupt keine andere Wirkung erkennen lassen, als etwa einen Starrezustand, insbesondere einen Stillstand der Strömung bei Zellen mit strömendem Plasma. Dies ist bei der Beurtheilung der allgemeinen Schilderungen, die verschiedene Forscher von den Wirkungen elektromotorischer

1) p. 74 f.

Kräfte nach den nicht völlig übereinstimmenden Versuchsresultaten geben, zu berücksichtigen.

Das Durchleiten constanter Ströme hat, wie Jürgensen an Präparaten von *Vallisneria*-Blättern feststellte, überhaupt keine Deformationen zur Folge. Verlangsamung und schliesslich Stillstand ist der Erfolg schwacher, sofortiger Stillstand für immer der sehr starker Ströme.

Kühne[1]), der die Wirkung constanter Ströme auf das Plasma von *Tradescantia*-Haaren untersuchte, beobachtete hier auch eine Ansammlung des Protoplasmas am positiven Pole und fand, dass sich ausserdem eine elektrolytische Wirkung geltend macht. Das absterbende Plasma speichert nämlich den Farbstoff des Zellsaftes am positiven Pole mit rother, am negativen mit grüner Farbe, entsprechend der Ausscheidung der sauren und alkalischen Producte der Elektrolyse.

Die Veränderungen durch Inductionsströme, die aber sehr nahe der maximalen Grenze sich erst äussern, springen dagegen schon bei flüchtiger Betrachtung sofort in die Augen. Allbekannt ist das von Kühne stammende Bild eines durch Inductionsschläge gereizten Staubfadenhaares von *Tradescantia*. Es stellt dieses die erste Stufe der Deformation dar, die bei strömendem Plasma mit einer Ausgestaltung von demselben Typus wie bei *Tradescantia* sich in der Regel darbietet. Sie besteht in der Bildung von Knoten und Concretionen in dem erst unregelmässige, zuckende Bewegungen ausführenden, dann bewegungslos werdenden Plasma, die besonders deutlich an den frei durch den Zellsaft gespannten Fäden hervortreten.

Dieses Stadium wird in kurzer Zeit, ohne Spuren zurückzulassen, wieder rückgängig gemacht, wenn das Agens ausser Wirksamkeit gesetzt wird. Geschieht dies aber nicht, so greifen weitere Veränderungen Platz.

Brücke[2]) spricht von züngelnden Fäden oder keulenförmigen oder papillenartig vorspringenden Auswüchsen, die er aus dem wandständigen Protoplasma von *Urtica*-Haaren hervorbrechen

---

1) l. c., p. 99.
2) l. c., p. 1.

sah. Schultze[1]) bestätigt diese Beobachtung. Kühne[2]) sa
analoge Erscheinungen auch am Plasma der *Tradescantia*-Haar
besonders sicher aber sind sie an Amöben und Plasmodien de
Myxomyceten, die durch Inductionsschläge gereizt werden, z
sehen. Auch in diesem Stadium ist eine Reorganisation noc
möglich.

Im weiteren Verlaufe des Einflusses von Inductionsschläge
kommt es aber zu einem Zerfall des Plasmas in einzelne Por
tionen. Hand in Hand damit geht eine Vacuolisirung. Wa
mehr hervortritt, scheint rein individuell zu sein. Von den
Fadennetz in einer Zelle von *Tradescantia* oder *Momordica* ist i
diesem Stadium der Einwirkung keine Spur zu erkennen. Auch
das Aussehen des Zellinhaltes von *Urtica*-Haaren ist ein gan
fremdartiges.

Ich sehe mich veranlasst, auf die Schilderung gerade dieser
Verhältnisse näher einzugehen, weil dies die früheren Beobachter
nicht gethan, sei es, dass die optischen Hilfsmittel zur Erkennung nicht ausreichten, oder sei es, dass sie ihnen weniger
Beachtung schenkten, und weil ich gerade in diesen Veränderungen das Specifische der Desorganisation durch Elektricität
erkennen muss.

Der Endzustand, der sich schliesslich durch starke dem
Maximum nahe Intensität elektrischer Reizung herausbildet, ist
folgender.

Innerhalb der Membran liegen, wie dies Taf. VIII, Fig. 2c
für *Momordica* und Taf. IX, Fig. 4b für *Tradescantia* abgebildet
ist, eine Anzahl verschieden grosser Plasmaportionen, meist kugelige Blasen, daneben wohl auch Fetzen abgestorbenen Plasmas.

Bei *Tradescantia* besitzen einzelne der Blasen eine grosse,
violett gefärbte Hauptvacuole, die einen Theil des ursprünglichen
Zellsaftes repräsentirt und eine Anzahl kleinerer und äusserst
kleiner farbloser Vacuolen in der Plasmawand. Etwa vorhandene
abgestorbene Massen haben häufig den Farbstoff des von ihnen
umschlossenen Theils des Saftraumes gespeichert.

---

1) l. c., S. 44.
2) l. c., S. 96.

Hervorhebenswerth ist ferner die besondere Wirkung auf den Zellkern. Dieser schwillt ausserordentlich an, bis auf nahezu das Doppelte seines ursprünglichen Durchmessers und erscheint stets vollständig kreisrund umgrenzt, während er in normalem Zustande gewöhnlich ovalen Umriss besitzt. Auch ist er oft bereits gefärbt, während das Cytoplasma noch farblos ist.

Aus dieser Farbstoffspeicherung ist zu ersehen, dass der Kern früher getödtet werden kann, also gegen elektrische Einflüsse empfindlicher ist, wie das ungeformte Protoplasma.

In den lebend gebliebenen, durch die Erhaltung des Turgors prall gespannten kugeligen Blasen kehrt nach einiger Zeit die Bewegung wieder zurück, gleichviel ob sie kernlos sind, oder den noch lebenden, meist aber getödteten, der Blase als Klumpen anhaftenden Kern enthalten. So beobachtete ich in einem elektrisirten *Tradescantia*-Haar neben einer Anzahl gefärbter, unregelmässiger vacuoliger Klumpen, unter denen sich auch der den Kern enthaltende befand, drei kugelige Blasen, deren farbloses Plasma in lebhafter, den Charakter der Circulationsströmung besitzender Bewegung war. Selbst nach vier Stunden war die Bewegung noch nicht erloschen.

Nur Velten[1]) und Kühne[2]) erwähnen auch diese extremen Wirkungen der Inductionsschläge flüchtig, von den übrigen Beobachtern scheinen sie nicht beachtet worden zu sein. Dies mag darin seinen Grund haben, dass es den meisten besonders um die Veränderungen zu thun war, die noch nicht Desorganisation bedeuten, sondern sich als verhältnissmässig rasch und spurlos vorübergehende Reizerscheinungen betrachten lassen. Unter den eben geschilderten Verhältnissen handelt es sich aber um desorganisatorische Veränderungen. Ich habe zunächst auf den Verlauf der Veränderungen nicht Rücksicht genommen und hole dies nun nach. Es sind zwei Modalitäten zu unterscheiden.

In dem einen Falle ist der nächste Schritt nach dem Auftreten der Varicositäten an dem Wandplasma und dem Zerfall der Fäden in Plasmakugeln ein locales Hervorwölben des Plasmas

---

1) Bewegung und Bau des Protoplasmas. Flora 1873, p. 122.

2) l. c., p. 96.

an einer beschränkten Anzahl Stellen, veranlasst durch rasches Anschwellen einiger der in grösserer Anzahl sich bildenden Vacuolen.

Dieses Stadium ist in Fig. 2b, Taf. VIII abgebildet. Allmählich runden sich die an Ausdehnung zunehmenden Blasen mehr und mehr ab und lösen sich schliesslich aus der Verbindung mit dem Rest des wandständigen Plasmas los, der dann abstirbt. Das noch lebensfähige Plasma kriecht gleichsam aus dem absterbenden aus.

Schliesslich liegen im Zellraume einige wenige grössere und eine Anzahl kleinerer Plasmakugeln mit je einer Haupt- und zahlreichen kleineren Vacuolen neben abgestorbenen Plasmamassen (Taf. VIII, Fig. 2c).

Der Verlauf kann aber auch folgender sein:

Das Plasma scheint zu quellen, die Vacuolenwand rückt nach Innen vor, oft nur local, oft fast gleichmässig im ganzen Umfange. Mitunter löst sich auch die äussere Hautschicht local von der Wand ab, als ob die Zelle plasmolysirt worden wäre (Taf. VIII, Fig. 3a und Taf. IX, Fig. 4a). Nun kann zweierlei weiter erfolgen. Entweder die Vacuolenwand bleibt erhalten und, nachdem sich im Plasma noch neue Vacuolen gebildet haben, stirbt das Plasma bis auf die Vacuolenwände ab, so dass wir, wie schliesslich in dem erwähnten Falle bei einer *Tradescantia*-Zelle, neben einer eine gefärbte Hauptvacuole umschliessenden Blase noch eine Anzahl kleinerer Blasen mit ungefärbten Vacuolen im Zellraume sehen.

Es kann aber auch, und dies beobachtete ich besonders häufig bei *Momordica*, die innere Hautschicht des Plasmas platzen. Dann verschwinden die scharfen Umrisse des Plasmas nach Innen, nur vereinzelte Portionen bilden vacuolige Kugeln, die Hauptmasse erscheint abgestorben und einzelne beim Platzen ausgestossene Körnchen wimmeln im Saftraum umher.

Lebendig geblieben ist vom Cytoplasma nur noch die äussere Hautschicht. Diese sah ich in einzelnen Fällen ziemlich weit, genau wie bei der Plasmolyse, sich mit anfangs meniskenförmig einspringender Begrenzungsfläche von der Wand abheben, nach einiger Zeit jedoch wieder nach aussen vorwölben. Ja, der osmotische Druck stieg in diesem Falle, den ich gerade

hier im Auge habe, soweit, dass die äussere Hautschicht sich fast vollständig wieder der Wand angelegt hatte (Taf. VIII, Fig. 3a u. b). Erst nach einer Stunde war die äussere Hautschicht unregelmässig collabirt und abgestorben.

Diese Vorgänge sind übrigens insofern von besonderer Bedeutung, als sie zeigen, dass die äussere Hautschicht bis zu demselben Grade einer selbstständigen Existenz fähig ist, wie die innere, also einen weiteren experimentellen Beweis zu den Ausführungen Pfeffer's[1]) bringen.

In den Fällen, in denen das Plasma nicht so wie bei *Tradescantia* und *Momordica* zu einem typischen Netzgerüst ausgebildet ist, sind die Veränderungen äusserlich etwas anders, im Grunde genommen aber doch dieselben. So bei *Urtica*, das ich gerade zur Schilderung wähle, weil hier ältere Beobachtungen vorliegen, die der Ergänzung bedürfen.

Nach dem Aufhören der Strömung des Plasmas von *Urtica* giebt sich die Wirkung von Inductionsströmen hoher Intensität für flüchtige Beobachtung oder solche bei schwachen Vergrösserungen dadurch kund, dass sich die inneren Grenzen des plasmatischen Wandbelegs immer mehr von der Membran entfernen, das Plasma also ausserordentlich zu quellen scheint, bis oft auf das Doppelte, ja Dreifache der ursprünglichen Mächtigkeit. An der Spitze des Haares machen sich auch bald Contractionen geltend und schliesslich kommt es zum Zerfall des Gesammtinhaltes eines Haares in mehrere Theile.

Betrachtet man das Plasma genauer und bei stärkerer Vergrösserung, so erkennt man, dass dasselbe vollständig schaumig geworden ist. Die Schaumwaben selbst sind von verschiedener Grösse, oft sieht man einzelne besonders im Anfange der Einwirkung aus dem ursprünglichen Profil des wandständigen Plasmas als Blasen hervorbrechen, nicht selten auch platzen.

In Folge dieser als Vacuolisirung in die Erscheinung tretenden plötzlichen Lösung vorher unlöslicher Stoffe stellt sich ein solches *Urtica*-Haar manchmal als vollständig mit Schaum erfülltes Gebilde dar (Taf. VIII, Fig. 1b). Die gröberen

1) Plasmahaut und Vacuolen. Abh. d. kgl. sächs. Gesell. d. Wiss., Bd. XVI d. math.-phys. Kl., No. II, 1890, p. 240 f.

Waben sind bald mehr gleichmässig, bald von sehr verschieden
Grösse, stets aber geht die Vacuolisirung so weit, dass, welch
Vergrösserung man auch anwenden mag, das Plasma immer no
bis in's Kleinste als Schaum erscheint. Die körnigen Einschlüs
des Plasmas rücken in die Knotenpunkte der aneinander stossend
Kanten der polyedrischen Waben. Diese Ergebnisse sind f
die Beurtheilung der Beobachtungen **Bütschli's** von hohe
Interesse.

Ausdrücklich sei hier zunächst nur hervorgehoben, dass d
Schaumbildung erst ein Product der Wirkung des Agens i
denn auch bei Anwendung der besten optischen Hilfsmittel
Apochromate und homogene Immersion — an Objecten, d
später die Schaumbildung in exquisiter Weise zeigen, i
ursprünglich keine Spur derselben zu erkennen.

Wir werden übrigens noch andere Agentien kennen lerne
die das Plasma in der gleichen Weise verändern.

Auch im Plasma der Siphonaceen, *Vaucheria*, sowie marin
Formen, wie *Derbesia*, *Bryopsis*, konnte ich diese extreme Vacu
lisirung des Plasmas als Wirkung von Inductionsström
beobachten.

Bei *Derbesia*-Schläuchen erstreckte sich die Wirkung me
auf ein etwa 5 mm langes Stück. Zunächst machte sich ei
Abrundung der Chlorophyllkörper bemerkbar und Ordnung d
selben in senkrecht zur Wand gelegene Reihen, gleichzeitig b
gann aber auch schon das schaumige Aufquellen des Plasm
Im weiteren Verlaufe ballen sich die Chlorophyllkörper zu grün
Klumpen zusammen, während die Vacuolisirung fortschreit
Später erfolgen regelmässig locale Contractionen des Plasm
an der elektrisirten Stelle, bis schliesslich nur noch ein Plasm
strang die unversehrten Partien zu beiden Seiten des Schlauch
verbindet. Gewöhnlich reisst dieser schliesslich und nach Au
stossung eines Theil seiner Substanz in Gestalt vacuoliger Klump
werden die Reste des Stranges beiderseits in die sich abrundend
Theile des Schlauches eingezogen.

Waren die elektrischen Schläge sehr stark, so wird an d
Durchschlagsstelle ein Stück des Plasmakörpers unmittelb
unter schwacher Contraction abgetödtet, wobei radialfasrige, g
schichtete kugelige Gebilde und fasrige Massen ausgestosse

werden, wie sie beim Durchschneiden von *Derbesia*-Schläuchen auftreten. Jedenfalls sind es nicht specifisch durch elektrische Einwirkung entstandene Destructionsmassen.

Es wird nach diesen Schilderungen bereits jedem einleuchten, dass die Desorganisationsvorgänge, die durch Elektricität hervorgebracht werden, einen ganz anderen Charakter tragen, wie die durch Licht und Wärme verursachten.

Ich will mich an dieser Stelle noch nicht auf einen Vergleich einlassen, sondern mich darauf beschränken, das Charakteristische der Desorganisation durch Elektricität hervorzuheben.

Es besteht offenbar in einem Hervorrufen von Lösungserscheinungen, die zu einem Aufquellen der Protoplasma-Schichten und -Stränge und zu einer ausserordentlichen Vacuolenbildung führen.

Vorhandene körnige Gebilde im Plasma rücken dabei leicht in die Knotenpunkte der nach bekannten physikalischen Gesetzen aneinanderstossenden Kanten der Schaumwaben. Die Anordnung des Plasmas in Form eines Netzgerüstes wie es für die *Trianea*- und *Momordica*-Haare so typisch ist, ist unter diesen Umständen nicht mehr möglich. Es verfliesst, wie dies vorhin im Einzelnen geschildert wurde, und bildet einfache Blasen.

Uebrigens hat schon Velten[1]) für die *Cucurbita*-Haare angegeben, dass „die Protoplasmafäden breiter, dicker werden durch dieses Agens, was dadurch bewirkt wird, dass Wasser aus der Zellflüssigkeit in's Innere des Fadens eintritt". Die starke Vacuolisirung scheint ihm entgangen zu sein.

Die in der älteren Literatur beschriebenen Veränderungen sind nur die besonders bei strömendem Plasma äusserlich zum Ausdruck kommenden Anfänge der Einwirkung, sind nur grobe Umrissveränderungen, die vielleicht hauptsächlich in der mechanischen Wirkung der Inductionsschläge ihren Grund haben.

Wir können heute einen Schritt weiter gehen und folgern: die Eigenart der elektrischen Einwirkung besteht darin, dass im Innern des Plasmas Lösungsprocesse eingeleitet werden, die zu einer Vacuolisirung, zu einem schaumigen Aufquellen desselben führen.

---

1) Bewegung und Bau des Protoplasmas. Flora 1873, p. 122.

Die Untersuchungen wurden auch daraufhin ausgedehnt, ob vielleicht Oxydationen im Protoplasma stattfinden, wenn das Plasma durch elektrische Schläge desorganisirt wird. Das Plasma wurde in der von Peffer[1]) angewandten Weise mit Cyanin gefärbt und dann elektrischen Schlägen ausgesetzt, um an einer eventuellen Entfärbung sich dabei abspielende Oxydationsvorgänge zu erkennen. Das Protoplasma behielt jedoch seine blaue Farbe, auch sonst war nichts Abweichendes zu bemerken, als dass die Zellen leichter abstarben.

Die als Folge elektrischer Schläge eintretenden Veränderungen spielen sich übrigens auch in ganz gleicher Weise ab, wenn die Zellen durch Entziehung des Sauerstoffes[2]) oder auch durch Chloroformiren bewegungslos gemacht worden sind. Das Aufhören der Eigenbewegung spielt also bei diesen Desorganisationsvorgängen keine Rolle.

Desorganisation durch Stoffe.

Eine ausserordentlich grosse Summe von Stoffen vermag Desorganisation im Protoplasma herbeizuführen. Im Allgemeinen ist diese Fähigkeit für einen Körper nur an zwei Bedingungen geknüpft, seine Löslickeit und seine Aufnahmefähigkeit in die Zelle. Betreffs der letzteren ist zu bedenken, dass das lebende Plasma nicht jedem gelösten Stoffe Einlass gewährt.

Eine willkommene Gruppirung der Organismen zum Absterben bringenden, als „Gifte" wirkenden Körper brachte Loew's Werk „Ein natürliches System der Giftwirkungen".

Ich habe Körper aus den meisten der von Loew unterschiedenen Gruppen untersucht, doch sind es verhältnissmässig nur

---

1) Aufnahme von Anilinfarben, p. 259 und Beiträge z. Kenntniss d. Oxydationsvorgänge, p. 416 Sep.-Abdr., p. 44.

2) Zu dem Zwecke waren dem Deckglas einer Gaskammer, an dessen Unterseite sich das Object im hängenden Tropfen befand, zwei spitz endigende, als Elektroden dienende Platinblechzungen mit Klebwachs aufgekittet. Die Klebwachsschicht war etwa 1 mm dick, so dass die Elektroden nicht mit der Metallkammer in Berührung kommen konnten. In dieser Metallkammer wurde die Luft durch Wasserstoff ersetzt.

wenige, die besonders charakteristische Desorganisationserscheinungen verursachen. Nur solche aber sind von Interesse für uns.

Die einzige äusserlich wahrnehmbare Veränderung ist in vielen Fällen nur der Collaps, ein mehr oder weniger starkes unregelmässiges Zurückweichen des Protoplasten von der Zellwand, das übrigens auch durchaus nicht alle den Tod herbeiführenden Einwirkungen von Stoffen begleitet.

Vielfach erscheint das abgetödtete Plasma etwas mehr körnig, wie das lebende, häufig auch treten eine Anzahl Vacuolen auf, alles geringe, wenig in die Augen fallende Veränderungen, die als die gewöhnlichen Begleiterscheinungen der Coagulation zu betrachten sind.

Im Schlusscapitel seiner Physiologie[1]) ist Pfeffer auf die Wirkung der Gifte eingegangen. Es zeigt diese Zusammenfassung des Wichtigsten, was bis dahin (1881) bekannt war, dass über die Erscheinungen selbst ausserordentlich wenig Beobachtungen vorlagen. Auch seitdem ist wenig über Desorganisationen durch Stoffeinwirkungen veröffentlicht worden. Ich wüsste ausser den bereits Eingangs erwähnten Beobachtungen Pfeffer's, die er bei seinen Studien über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen anstellte, nur etwa einige Beobachtungen in der von Nägeli hinterlassenen Schrift „Ueber oligodynamische Erscheinungen in lebenden Zellen“ anzuführen.

Sichtbare Wirkungen besonderer Art sind hauptsächlich bei den durch Salzbildung wirkenden Giften, Säuren und Basen, anorganischen wie organischen Ursprungs zu beobachten, wie eine flüchtige Durchprüfung von Repräsentanten der verschiedensten Körpergruppen ergab. Die Wirkung von Säuren und Basen, die ja auch in mancher anderen Beziehung von grosser Bedeutung ist, wurde deshalb auf das Gründlichste untersucht; ich werde mich sogar im Wesentlichen auf Mittheilungen über diese Stoffe beschränken. Nur anhangsweise werde ich einige aus irgend einem Grunde mir der Erwähnung werth erscheinende Stoffe und ihre desorganisirende Wirkung besprechen.

Vorher jedoch noch ein Wort über Methodisches. Es kam für mich darauf an, eine plötzliche Wirkung ultramaximaler Con-

---

1) Bd. II, p. 453.

centrationen zu verhüten, doch aber sicher desorganisir
wirkende das Object umspülen zu lassen. Das war leicht dadu
zu erreichen, dass die gelösten Substanzen in angemessener V
dünnung am Rande des Deckglases zugesetzt wurden. Du
die nach der entgegengesetzten Seite gerichtete Diffusion der St
umspülen eine grosse Reihe von Concentrationsstufen nacheinan
das Object. Nach der Wirkung lässt sich beurtheilen, ob
Concentration noch nicht hoch genug oder schon zu hoch w
Dementsprechend wurde die Lösung entweder weiter in ih
Concentration erhöht, oder verdünnt.

Doch wurde ausserdem auch die Wirkung ultramaxima
Concentrationen berücksichtigt, die übrigens für eine Reihe
Körpern bereits bekannt sind, Angaben darüber finden sich
Fr. Schwartz[1]).

A. Säuren.

Säuren, mögen es organische oder anorganische sein, bring
wie schon seit langer Zeit bekannt ist, ausserordentlich schädlic
Wirkungen auf die Vegetation hervor[2]). Es folgt daraus scho
dass sie auch unmittelbar für die Zellen schädlich sein müsse
Die Beobachtungen, die über die Einwirkung von Säuren a
die Zelle angestellt worden sind, stimmen denn auch darin überei
dass der Zellorganismus schon in sehr geringer Concentrati
und sehr rasch von Säuren getödtet wird.

Nach Schwartz[3]) fixirt schon 0,2 % Essigsäure und 0,1
Salzsäure tödtet die Zelle. Migula[4]), der die Einwirkung ein
Reihe organischer Säuren auf *Spirogyra orbicularis* prüfte, fan
dass diese getödtet wurden, „wenn von freier Säure eine grösse
Menge als 0,05 % in Wasser enthalten ist".

Bei anderen Objecten liegt die Grenze zwar höher, indess
wirken in allen Fällen Säuren schon bei sehr niedriger Co

1) Die morphol. u. chem. Zusammensetzung des Protoplasmas, Cap. I
Cohn's Beiträge, Bd. 5.

2) Treviranus, Physiologie, p. 721.

3) l. c., p. 276.

4) Ueber d. Einfluss stark verdünnter Säurelösungen auf Algenzellen. 18
Breslauer Dissertation.

centration schädlich, allerdings giebt es Ausnahmen, wie allbekannt z. B. bei Schimmelpilzen. Unter den von mir untersuchten Objecten hat keins eine höhere Concentration wie 0,1 % ertragen.

Den Grenzconcentrationen nachzugehen, war indessen hier nicht die Absicht, doch möchte ich auf die gelegentlich beobachtete wichtige Thatsache aufmerksam machen, dass sie je nach wechselnden Umständen in einem weiten Spielraume verschiebbar sind. Belegen dafür begegnen wir noch.

Die Wirkung der Säuren äussert sich, wenn nicht, wie in den Staubfadenhaaren von *Tradescantia*, den Haaren von *Momordica* und *Urtica*, eine dicke Cuticula das Eindringen erschwert, fast unmittelbar, ein Zeichen dafür, dass Säuren leicht durch die Cellulosemembran und in das Plasma eindringen. Bei den Wurzelhaaren von *Trianea* ist sie in immerhin noch sehr niedrigen Concentrationsgraden der Säure vielfach so heftig und unmittelbar, dass ihre Wirkungen explosionsartig erscheinen.

Ich werde zunächst die Veränderungen, die Säuren in verschiedenen Concentrationsgraden hervorbringen, an einigen concreten Beispielen schildern.

Wenn man *Trianea*-Haare mit Salpetersäure von ½ pro mille behandelt, so wird zunächst die Strömung unregelmässig, sie erleidet locale Störungen, Stockungen einerseits, plötzliche Beschleunigung andererseits, dabei kommt es zu klumpigen Ansammlungen, es werden Protoplasmamassen zu gekröseartigen Bildungen übereinander geschoben, so dass der innere Umriss des wandständigen Protoplasmas die mannigfachsten Unregelmässigkeiten zeigt (Taf. IX, Fig. 7). Bald hört die Strömung auf, was bei höheren Concentrationen wie 1 pro mille noch rascher geschieht, weshalb bei diesen die Formänderungen auch in geringerem Maasse auftreten; es scheint gar nicht mehr Zeit zu grösseren Massenbewegungen vorhanden zu sein, so rasch schreiten die Wirkungen im Innern des Plasmas fort. Diese finden in einer Veränderung des Aussehens ihren Ausdruck, das Plasma wird trüber. Die Ursache davon sind körnige Ausscheidungen. Waren freie Plasmastränge vorhanden, so zerfallen diese in einzelne körnige Portionen, die in perlschnurartige Reihen geordnet, wohl noch eine Zeit lang die Lage des

Strömungen erkennen lassen. Sie sind wie das übrige Plasma granulirt, besitzen aber zunächst noch scharfen und regelmässig brechenden Contur (Taf. IX, Fig. 6).

Merkwürdig ist nun eine Erscheinung, die ich nur, aber regelmässig bei der Einwirkung von Säuren beobachtet habe, nämlich das Platzen der Zellen. Es erfolgt besonders an den jüngeren Haaren und stets an der Spitze, wo das Wachsthum der Membran stattfindet.

Dies kann nur auf zweierlei beruhen, entweder auf einer Turgorvermehrung oder einer Affection der Membran, einer Verminderung der Festigkeit derselben. Das Platzen erfolgt sowohl bei einer Concentration von 1/2 pro mille, wie von 1 pro mille; bei letzterer ist unmittelbar, ehe es einer Explosion gleicht. Aus der Oeffnung quellen Protoplasmamassen hervor, die als traubige Concretionen aus der Spitze des Haares hervorragen. Die Umrisse sind zunächst noch scharf und oft strömen aus dem Grunde der Haare noch Plasmamassen heran, ein Zeichen, dass noch nicht Starre eingetreten, noch Bewegungsfähigkeit vorhanden ist. Völlig abgestorben ist das Plasma also in diesem Zustande noch nicht, wenn es auch nicht mehr der Wiederherstellung des normalen Zustandes fähig ist. Das Eintreten des Todes erfolgt aber bald darauf, es wird dadurch ange- [illegible] unregelmässig werden [illegible] vacuolig erscheinen [illegible] Bildung bei G- [illegible] Die Vacuolen sind [illegible] die Vacuolenbildung [illegible] allgemeine Ab- [illegible] anzunehmen.

[illegible] überhaupt gar keine [illegible] Tödtung durch Säuren [illegible] Grunde eine geringe [illegible] Protoplasten von [illegible] nur war derselbe [illegible] von der Wand [illegible] in einer menisken-förmigen Begrenzung.

Die nach etwa einer halben Stunde erreichte Configuration des Protoplasma erleidet keine weiteren Veränderungen mehr

wie Beobachtungen, die bis nach Verlauf eines halben und eines vollen Tages vorgenommen wurden, ergaben. Das Aussehen des Plasmas aber verändert sich etwas, es verliert bis zu einem gewissen Grade die Trübung, immer aber sind noch die granulösen, vielfach dendritischen Gerinsel im Plasma zu erkennen.

Stärkere Concentrationen von Säuren bringen im Wesentlichen dieselben Desorganisationserscheinungen hervor, nur ist die Wirkung eine raschere. Lässt man 1 % Salpetersäure auf Präparate einwirken, so tritt augenblicklich Stillstand der Strömung und Zerfall in granulöse Kügelchen ein. Im Uebrigen ist auch hier eine Fixirung der Configuration des Plasmas bis auf vereinzelte muldenförmige Abhebungen zu bemerken. Bald verlieren der protoplasmatische Wandbeleg und die kugeligen Absonderungen die scharfe Grenze und die Körnchen stossen theilweise zu dendritischen Gerinseln zusammen.

Ganz analog sind die Wirkungen auch in den Zellen anderer Pflanzen, *Momordica-*, *Urtica*-Haaren, *Vallisneria*-Zellen, Epidermiszellen von *Tradescantia discolor:*

Ein Körnigwerden des Protoplasmas, verbunden mit Fixirung der Configuration bei stärkeren, mit geringer Contraction bei sehr schwachen, langsamer zum Tode führenden Concentrationen.

In den Epidermiszellen von *Tradescantia discolor* mit ihrem violettrothen Zellsaft erkennt man an der in ein reines Karminroth übergehenden Farbe des Zellsaftes die Wirkung der Säure. Diese Umwandlung tritt früher ein, als der Tod des Protoplasmas.

Besonders bei den Haaren von *Tradescantia*, wie auch von *Momordica* sind häufig noch Contractionen nach Einwirkung von Säuren in Concentrationen zu beobachten, in denen die Haarzellen von *Trianea* schon sicher eine Fixirung ihres plasmatischen Inhaltes erleiden. Vielleicht beruht das darauf, dass die Cuticula nur ein allmähliches Eindringen erlaubt, vielleicht auch theilweise auf individuellen Unterschieden. Von gewissen Concentrationsgraden ab tritt aber stets die Coagulation ohne Contraction ein.

So bei der Einwirkung von Salpetersäure. Indessen spielt sich auch bei den anderen anorganischen Säuren, Schwefel-

säure, Chromsäure, Phosphorsäure und Salzsäure in den gle
niedrigen Concentrationen im Wesentlichen dasselbe ab.

Wirkt auch Kohlensäure erst in hohen Concentrationen d
organisirend, so sind doch die Erscheinungen die gleichen. I
reits Kühne[1]) spricht von einer Coagulation, die er als Fo
der Einwirkung von Kohlensäuregas auf Amöben wie auch
Tradescantia-Haare beobachtete, als er dieses Gas benutzen wol
um den Sauerstoff damit zu verdrängen.

Ich habe mich neben Versuchen mit gasförmiger Kohl
säure auch der in Wasser absorbirten bedient. Letztere sch
mir noch rascher zu wirken, wenigstens bei nicht mit Cutic
umkleideten Zellen. In *Vallisneria*-Zellen kam die Bewegu
fast unmittelbar zum Stillstand und hier wie in *Trianea*-Haa
lag auch im Tode noch das granulöse Plasma der Wand an.

Auch organische Säuren bringen keine wesentlich abweiche
den Erscheinungen hervor, nur verläuft der Desorganisatio
vorgang bei Anwendung gleicher Concentrationen nicht so ras
Zur Untersuchung benutzt wurden Weinsäure, Apfelsäu
Citronensäure, Oxalsäure und Essigsäure.

Ich will auch hier die Desorganisation eines *Trianea*-Haa
durch Oxalsäure nach meinen Versuchsprotokollen an einig
Beispielen im Einzelnen schildern. Zugleich soll damit au
auf die Unterschiede rascher und allmählich gesteigerter Wirku
der Säure eingegangen werden, die hier sehr deutlich zum A
druck kommen.

Bei unmittelbarer Zuführung einer 1‰ Lösung waren v
den jüngeren Haaren alle geplatzt, stark granulöse Massen wurd
entleert, die Bahnen, in denen das Plasma strömte, waren fixi
Contraction war nicht zu beobachten.

Bei nicht plötzlicher Einwirkung, nämlich wenn ich zunäch
eine ¼‰, dann ½‰ und schliesslich die 1‰ Lösung ei
wirken liess, wurde diese letztere längere Zeit ertragen, selb
nach 1½ Stunden konnte ich noch Strömung des Protoplasma
beobachten. Das ist gewiss sehr bemerkenswerth.

Die Configuration des Plasmas hat sich aber in den Fälle
in denen dasselbe zu einem Fadennetz ausgestaltet ist, star

---

1) a. a. O., p. 52.

verändert. Anfangs: kugelig abgerundete, durch Reissen von Strängen entstandene oder durch Stockungen und Unregelmässigkeiten in der Strömung abgesonderte Ballen, in denen bald Vacuolen entstehen. Die Vacuolen vergrössern sich, sodass manche dieser Ballen zu Blasen werden, oder blasige Ausbauchungen erhalten. Sie werden vom strömenden Plasma oft noch Stunden lang unter rotirender Bewegung mit fortgeführt, wenn sie gerade an eine lebhafte Strombahn gerathen waren. Nach einigen Stunden aber — es ist in den einzelnen Haaren individuell ziemlich verschieden, wie lange — tritt der Tod ein. Es hat dabei eine Fixirung der Strombahnen in dem wandständigen, durchaus nicht contrahirten Plasma stattgefunden und im Saftraum liegt eine Anzahl — bis zwölf wurden gezählt — der kugeligen Plasmaabsonderungen.

Junge Haare platzen schon bei Behandlung mit 1 ‰ Oxalsäure sehr bald an der Spitze unter Entleerung von Plasmamassen, genau wie dies durch Einwirkung anorganischer Säuren geschieht und vorhin geschildert wurde. Eine genauere Schilderung könnte nur eine Wiederholung des dort Gesagten sein.

Die Ballungen entstehen, wie erwähnt, sowohl durch Reissen von Plasmafäden, die die Vacuole durchsetzen, als auch durch Absonderung von dem wandständigen Protoplasma. Die Entstehung lässt sich Schritt für Schritt verfolgen, wenn man zu einem Präparat durch Auftropfen einer 1 % Lösung vom Rande des Deckglases aus die Oxalsäure allmählich hinzudiffundiren lässt. Man sieht bald, wie in den Fäden und im wandständigen Plasma Massen in Stockung gerathen, wodurch, wenn neue Plasmamassen nachströmen, Buckel und Auftreibungen, die in den Saftraum hineinragen, entstehen. Diese Anschwellungen werden nur langsam und offenbar passiv fortbewegt, bis die Lostrennung von dem strömenden Plasma vollständig geworden ist. Die Lostrennung geschieht durch Reissen des noch beweglichen Theils des Fadens zunächst an einer, bald darauf auch an der anderen Seite der Anschwellung. Weniger einfach ist das Freiwerden der wandständigen Anschwellungen. Es geht so vor sich, dass die zurückbleibenden Massen mehr und mehr in den Saftraum vorgeschoben werden, während die mit dem strömenden Plasma noch in Verbindung stehende Basis fortrückt. So werden

die Ballen allmählich hinten (auf die Stromrichtung bezoge
abgerundet, die Bucht zwischen ruhendem Ballen und Stro
wird immer tiefer, die Basis des Ballens immer kleiner, schliessli
zerreisst sie.

Wenn wir das Charakteristische der durch Säuren veru
sachten Desorganisationserscheinungen zusammenfassen, so si
eine auf Fällungen im Protoplasma hindeutende Granulation u
eine ohne oder doch ohne erhebliche Contraction erfolgende E
starrung, eine Fixirung der Ausgestaltung die Hauptmoment
Die fixirende Wirkung von Säuren ist übrigens bereits v
Schultze[1]) bemerkt worden, er schreibt: „Verdünnte Säur
bringen die Fäden unter Sistirung der Körnchenbewegung zu
Erstarren, so dass sie oft noch lange in derselben Lage wie z
letzt im Leben verharren und keine andere Veränderung ei
gehen, als etwas blasser werden".

Uebrigens wird ja auch als Vorbereitung für die Färb
technik von der Eigenschaft der Säuren zu fixiren der au
giebigste Gebrauch gemacht.

B. Alkalien.

Nach den Angaben von Frank Schwartz[2]) wirken Alkalie
quellend auf das Protoplasma. Doch macht Loew[3]) dara
aufmerksam, dass dieser Quellungsvorgang erst beginnt, wenn d
Tod längst eingetreten ist. Die zur Desorganisation und schlies
lich wohl auch zum Tode führenden Veränderungen im Prot
plasma, in dem das Leben noch nicht erloschen ist, beruh
nicht einfach auf einer Quellung.

Uebrigens ist die Einwirkung von Alkalien, sowie auch Alkal
salzen und Alkaloïden eine im Allgemeinen übereinstimmen
und typische.

Von den in Betracht kommenden Stoffen wurden besonde
Ammoniak, ferner kohlensaures Ammon, Aetzkali, Aetzkal

1) a. a. O., p. 42.
2) l. c., p. 164.
3) Natürliches System der Giftwirkungen, p. 33.

Coffeïn neben einer Reihe anderer Alkaloide in ihren Wirkungen auf das Plasma verfolgt.

Diese Wirkungen machen sich sehr rasch geltend. Sie finden ihren hauptsächlichsten Ausdruck in einer abnormen Vacuolenbildung, die einen solchen Umfang annehmen kann, dass schliesslich die ganze Zelle von einem Schaumgewebe erfüllt ist und der ursprüngliche, in seiner Grösse beschränkte Saftraum nicht mehr zu erkennen ist, wenn er nicht etwa Farbstoffe gelöst enthielt, oder künstlich mit Methylenblau gefärbt wurde. Diese Vacuolisirung, die besonders ausgezeichnet bei *Momordica*- und *Trianea*-Haaren zu erhalten ist, kann so weit gehen, dass selbst mit den stärksten Vergrösserungen neben den deutlich unterscheidbaren, in allen Grössenstufen vorhandenen, auch solche bis herab zu einer Kleinheit sich bilden, die an der Grenze der sicheren Erkennbarkeit liegen.

Ist Strömung vorhanden, so hört diese je nach der Concentration und der Art des Agens früher oder später, keineswegs aber sofort auf, während die Vacuolenbildung unabhängig von der Strömung weiter fortschreitet. So konnte ich bei Behandlung von *Trianea*-Haaren mit Ammoniak in der Regel baldigen Stillstand der Strömung beobachten, noch ehe die Vacuolenbildung recht begonnen hatte (die Concentration war: ein Tropfen Ammoniak-Liquor auf 100 ccm Wasser), während nach Behandlung mit 0,5 % Coffeïn das schon ganz schaumig gewordene Protoplasma noch lange fortströmte.

Das Extrem dieser Erscheinung, die vollständige Erfüllung des Zellinnern mit einem Schaumgewebe, konnte ich bei *Trianea*-Zellen durch Behandlung mit Ammoniak und Coffeïn beobachten, während bei Einwirkung von Kali nur kleinere Vacuolen und, wie es scheint, auch nicht in so grosser Anzahl entstehen.

Collaps des Protoplasmas ist auch für die durch basische Stoffe verursachte Desorganisation nicht als Charakteristicum zu betrachten, obwohl Contractionen hier häufiger vorkommen, wie bei Behandlung mit Säuren. Ob Contractionen stattfinden, hängt eben weniger von der Art des Stoffes ab, als davon, ob die angewandte Concentration rasch oder allmählich den Tod herbeiführt. Thut sie es langsam, so treten Contractionen ein, je rascher sie es thut, um so vollständiger bleibt die Configuration

erhalten wie im Leben. Von gewissen Concentrationen ab liegt denn auch regelmässig das durch Alkalien bis zur Abtödtung desorganisirte Plasma der Zellwand noch an.

Die Vacuolenbildung muss übrigens nicht immer bestimmt zum Tode führen, selbst wenn die Vacuolisirung einen so hohen Grad erreicht hat, wie es Taf. IX, Fig. 6 für eine *Trianea*-Zelle nach Einwirkung von 0,5 % Coffeïn beschrieben ist. In dieser Zelle war die Schaumstructur nach etwa drei Stunden wieder verschwunden, obwohl sie von dem Reagens umspült blieb, auch war die Strömung wieder eingetreten.

War die Schädigung des Zellorganismus so stark, dass sie zum Tode führt, so zerreissen meist die Wände der grösseren Vacuolen, die kleinen bleiben erhalten und bilden der Wand anliegende Flächen von Schaumwaben. Das Plasma ist zwar körnig, erscheint aber im Vergleich mit dem durch Säuren abgetödteten doch weit ärmer an körnigen Einschlüssen. In diesem Zustande verbleibt das Plasma bis zur beginnenden Zersetzung durch Mikroorganismen.

Bei nach längerer Zeit erst den Tod herbeiführenden Concentrationen, oder bei verhindertem Eindringen derselben treten Contractionen ein. Dadurch wird wieder bestätigt, dass die Contraction mehr ein Zeichen für das langsame Ableben des Plasmas ist, als ein Zeichen für das Ableben selbst.

Die entstehenden Vacuolen sind wirklich Neubildungen innerhalb des Protoplasmas und nicht etwa durch Abtrennung vom Saftraum entstanden. Das geht daraus hervor, dass, wenn die Zelle von Natur farbigen oder künstlich gefärbten Zellsaft besitzt, der ursprüngliche Saftraum durch seine Färbung deutlich von den neugebildeten farblosen Vacuolen zu unterscheiden ist. Der Saftraum muss natürlich durch die im Plasma neu gebildeten Vacuolen beschränkt werden. Zu welchen Schlüssen dies berechtigt, werden wir noch zu besprechen haben.

Die Vacuolen entstehen im wandständigen Protoplasma, wie auch in den Fäden, die dann spindelförmige Auftreibungen erfahren. Ob dabei im Protoplasma vorher schon deutlich erkennbare Körperchen gelöst werden, gelang mir bisher nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Auch erlaubt das nach der Vacuoli-

sirung so gänzlich veränderte Aussehen keine unmittelbare Entscheidung darüber, ob das Protoplasma nun ärmer an Körnchen ist.

Das Schaumgewebe entsteht auf die nachstehend geschilderte Weise. Einzelne Vacuolen wachsen rasch heran, sodass im Profil nach Innen vorragende Blasen zu beobachten sind. Nachträglich bilden sich immer mehr, meist immer kleiner bleibende. Die an der Grenze vom Saftraum im Plasma entstandenen werden nun durch die neugebildeten, wie auch durch Vergrösserung der schon vorhandenen unter Umständen so weit nach Innen gedrängt, dass auf entgegengesetzten Seiten entstandene Schaumwaben einander berühren — wie z. B. an der Spitze der *Trianea*-Haare leicht zu beobachten — und auch dort, wo dies nicht der Fall ist, die ursprüngliche in ihrer Ausdehnung beschränkte Vacuole unter der mächtigen zu Schaum gewordenen Plasmaschicht sehr zurücktritt.

Diese Erscheinung ist in verschiedener Hinsicht von der grössten Bedeutung. Sie zeigt, dass eine vorher nicht wahrzunehmende Schaumstructur des Plasmas künstlich und willkürlich innerhalb der Zelle eingeleitet werden kann. Dass diese Vacuolen neu entstanden sind, daran ist wohl nicht zu zweifeln. Freilich könnten sie als winzige der Beobachtung unzugängliche Schaumwaben bereits vorhanden gewesen sein, sodass sie durch die Behandlung mit basischen Stoffen nur grösser und dadurch sichtbar würden.

Dieser Einwurf kann zwar gemacht werden und liegt besonders dem nahe, der die Anschauungen Bütschli's theilt. Soviel ist sicher, dass diese Schaumwaben jenseits der Grenze der Wahrnehmbarkeit mit den uns jetzt zur Verfügung stehenden Mitteln lägen, wenn sie vorhanden wären, also hypothetisch sind.

Es wäre nun von Wichtigkeit zu wissen, wodurch die Vacuolen entstehen, denn es ist klar, dass sie einerseits dadurch entstehen können, dass unter dem Einfluss der hinzudiffundirenden Alkalien localisirte Stoffe — gleichviel ob fest oder nicht — löslich werden, die vorher unlöslich waren, oder das Plasma seine Imbibitionsfähigkeit verändert und die Vacuolen aus dem Plasma ausgepresste Flüssigkeit darstellen, entsprechend der Vorstellung,

die Hofmeister von der Entstehung der Vacuolen entwickelt[1]). Wir hätten es dann mit einem Entmischungsvorgange zu thun.

In dem einem Falle läge eine Wasser-Attraction von Einschlüssen im Plasma vor, das sich übrigens passiv verhielte; im anderen Falle eine Wasser- resp. Flüssigkeits-Expression, das umgebende Plasma wäre dann activ betheiligt.

Lediglich ein rasch verlaufender Entmischungsvorgang, ein Auspressen von Imbibitionswasser oder irgend einer Lösung kann die Vacuolisirung nicht sein. Dies geht daraus hervor, dass die Vacuolen allmählich heranwachsen, was mit einer Verkleinerung des Saftraumes verbunden ist. Das letzterwähnte lehrt unmittelbar, dass Wasser aus dem Saftraum in die neu entstehenden Vacuolen übergehen muss, und das ist nur möglich, wenn und so lange in den neuen Vacuolen ein höherer osmotischer Druck herrscht, wie in dem ursprünglichen Saftraum. Die Vergrösserung der Vacuolen muss still stehen, sobald die in denselben gelösten osmotischen Substanzen einander das Gleichgewicht halten.

Das alles lässt darauf schliessen, dass im Plasma bereits fein vertheilt vorhandene Körper in Folge der Einwirkung basischer Stoffe stark osmotische Verbindungen eingehen — ob die zugeführten Basen dabei selbst gebunden werden, bleibe dahingestellt — und dadurch je nach der Menge, in der die einzelnen Stofftheilchen sich vorfinden, einen Schaum aus mehr oder weniger grossen Waben bilden, ganz analog dem Vacuolisirungsvorgange, den Pfeffer[2]) in Myxomycetenplasmodien hervorzurufen vermochte, nachdem er dieselben Asparaginkryställchen in gesättigter Lösung hatte aufnehmen lassen und nun die Lösung durch Wasser ersetzte.

Es lag nahe zu prüfen, ob die sich lösenden Stoffe etwa als Mikrosomen sichtbar seien. Das ist indessen nicht der Fall; es gelang bei zahlreichen darauf gerichteten Untersuchungen nicht, die Lösung eines in's Auge gefassten Mikrosoms zu beobachten. Das ändert natürlich an der Berechtigung der Schlussfolgerungen nichts.

---

1) Zelle, p. 6.

2) Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen, p. 197 f. Sep.-Abdr., p. 51.

Die Desorganisation durch Alkalien beruht also im Wesentlichen darauf, dass eine abnorme Löslichkeit von Bestandtheilen des Protoplasmas Platz greift.

C. Verschiedene andere Stoffe.

Wasserstoffsuperoxyd.

Von besonderem Interesse schienen mir die Desorganisationen durch starke Oxydationsmittel. Als solches wurde Wasserstoffsuperoxyd in der käuflichen, etwa 10 % Lösung benutzt.

Dasselbe ist nicht in extremer Weise schädlich und führt erst nach länger dauernder Einwirkung zum Tode. In *Momordica*-Haaren und in *Vallisneria*-Zellen dauerte die Strömung noch lange fort, ohne dass abnorme Veränderungen in der Ausgestaltung oder der Structur des Plasmas sich eingestellt hätten.

Nach dem Eintritt des Todes war entweder überhaupt keine oder nur geringe Contraction eingetreten. Aber das Protoplasma hatte eine eigenthümliche Veränderung erfahren. Es wies eine äusserst feine fibrilläre Structur auf. Die Fibrillen verlaufen unregelmässig, jedoch überwiegend längs, weniger quer, endigen frei oder scheinen zu einem Netze verbunden. Auch der Kern erscheint nicht einfach granulös, sondern als Knäuel fibrillärer Gerinsel.

Diese Beobachtung ist deshalb von Bedeutung, weil sie einen der Fälle darstellt, in denen unter dem Auge des Beobachters ein bestimmtes Structurbild entsteht.

Metallsalze.

Von Metallsalzen wurde besonders Kupfersulfat und Eisensulfat angewendet.

Da besonders das erstere für manche Objecte schon in ausserordentlich geringen Concentrationen als starkes Gift wirkt[1]), war ich überrascht, wie lange oft eine das Object umspülende Kupfersulfatlösung ertragen wird, ohne dass dadurch der Tod

1) Nägeli, Oligodynamische Erscheinungen.

herbeigeführt wurde. Ein Zweifel darüber, dass sie einzudrin
vermögen, wurde dadurch vollständig gehoben, dass Kufersul
das bis zu 10 procentiger Lösung dargeboten wurde, im Zell
gespeichert worden war, so dass dieser einen von der Umgeb
deutlich abstechenden blauen Farbton angenommen hatte. Denn
war selbst nach einer Stunde noch schwache Strömung des Plas
vorhanden, das bei *Momordica* noch zum Netz angeordnet w
Das Absterben geschah schliesslich ohne Configurationsänderun
und ohne beträchtliche Contraction. Auch im Innern des Plas
waren keine charakteristischen Veränderungen zu beobachten.

Auch von anderen Metallsalzen, insbesondere den Que
silber-, den Silbersalzen, ist die fixirende Wirkung beka
Eben dadurch, dass sie als Fixirungsmittel dienen, ist sc
gesagt, dass sichtbare Veränderungen im Innern des Plas
nicht vor sich gehen. Die Wirkung der Metallsalze weiter
verfolgen, hatte deshalb an dieser Stelle wenig Werth, mag d
auch in anderer Beziehung, besonders auch unter Berücksichtig
der von Nägeli in seinen „Olygodynamischen Erscheinunge
festgestellten Thatsachen von grosser Bedeutung und sehr
wünscht sein.

Alkohol.

Die Desorganisation durch Alkohol hat äusserlich we
Bemerkenswerthes und führt erst bei sehr hoher Concentrati
zum Tode, wenn man dieselbe nur allmählich bis zur tödtlich
Grenze erhöht, so dass die wasserentziehende Wirkung, die b
sofortigem Zusatz wie allbekannt unmittelbar den Tod dur
Coagulation herbeiführt, nicht einen zerstörenden Einfluss a
übt und nur die chemische in Betracht kommt.

Lässt man vom Rande des Deckglases allmählich Alkoh
zu einem Objecte mit strömendem Plasma hinzudiffundiren,
ist die erste wahrnehmbare Wirkung eine deutliche Beschleunigu
der Bewegung. In *Momordica*-Zellen werden die so häufig ei
Hülle um den Zellkern bildenden Leucoplasten in den Fäd
mit fortgeführt, die Fäden selbst haben die Neigung, ih
Ansatzstellen zu verschieben und sich zu vereinigen, oft leg
sie sich schliesslich ihrer ganzen Länge nach aneinander, w
zu einer Vereinfachung des Netzes führt. Dieser Erregungszusta

hat keine weiteren Folgen, er geht vorüber und kann an demselben Object wiederholt hervorgerufen werden, ohne dass die Zelle abstirbt. Erst wenn allmählich mehrere Tropfen Alkohol hinzugesetzt werden, also bei verhältnissmässig sehr hoher Concentration erst macht sich eine Verlangsamung der Strömung und eine Veränderung in der Weise geltend, dass sie nur mehr ruckweise erfolgt, bis schliesslich Stillstand eintritt. Damit ist die Bewegungsfähigkeit noch nicht vollständig erloschen. Beobachtet man von Zeit zu Zeit, so sind immer noch Veränderungen des Netzes wahrzunehmen. Endlich bilden sich Knötchen, die Plasmafäden sitzen nicht mehr mit breiter Basis den Ansatzstellen an der Cytoplasmahülle des Kernes und dem Wandbeleg an, sondern unvermittelt frei. Sie erscheinen sehr straff gespannt und reissen zum Theil schliesslich durch, während andere in der angenommenen Form absterben. Schliesslich beginnt sich der Protoplast allgemein von der Wand abzuheben, aber nur allmählich und wenig. Die Veränderungen im Innern haben nichts besonders Charakteristisches an sich. Alkohol ist also in seiner chemischen Wirkung kein sehr schädlicher Stoff und führt weder ansehnliche, noch charakteristische Deformationen herbei.

Phenol.

Ganz eigenartig sind die Desorganisationserscheinungen, die Phenol schon in sehr verdünnter Lösung hervorbringt, auch treten sie sehr rasch ein. Als Beobachtungsobject diente hauptsächlich *Momordica*.

Fäden und Wandbeleg erhalten Knötchen und in diesen entstehen ziemlich zahlreiche kleine Vacuolen. Die Strömung dauert trotzdem noch lange fort. Schliesslich beginnen die Umrisse des Plasmas zu verblassen, zugleich ordnen sich die Mikrosomen zu kleinen Kränzen um die Vacuolen.

Damit sind die Veränderungen, welche sich in der Zelle vollziehen, aber noch nicht erschöpft, doch sind die Zellen schon in diesem Zustande nicht mehr des Wiederauflebens fähig. Schliesslich bilden sich nach dem Platzen der Vacuolen Ketten von Körnchen, die zu dendritischen Gebilden zusammenstossen, manchmal auch mehr Knäuel darstellen. Ausserdem waren

zahlreiche wimmelnde, stark lichtbrechende Körnchen im Zellraum zu beobachten, deren Auftreten auch Loew[1]) für *Spirogyra* beschreibt, die mit 0,1 % Phenol behandelt worden war.

Vom protoplasmatischen Wandbeleg ist kaum etwas zu sehen, es scheint, als ob ausser den eben beschriebenen Körnchen alles gelöst sei. Der Kern, stark angeschwollen, erscheint granulös, die Leucoplasten sind unverändert und scheinen meist als Ansatzstellen der Körnchenketten zu dienen. Contraction des Protoplasmas tritt nicht ein.

Anilinfarbstoffe.

Schliesslich habe ich noch der Desorganisationen zu gedenken, die von Pfeffer gelegentlich seiner Studien über die Aufnahme von Anilinfarben beobachtet wurden und die schon bei ausserordentlich geringen Concentrationen der Farbstoffe eintreten.

Es geht daraus hervor, das charakteristische Desorganisationserscheinungen nur von solchen Farbstoffen verursacht werden, die hauptsächlich vom Plasma gespeichert werden und nicht nur durch dasselbe hindurchdringen, um eine Speicherung im Zellsaft zu erfahren.

Solche Farbstoffe sind Methylviolett[2]), Fuchsin[3]) und Bismarckbraun[4]). Die Desorganisationen bestehen in einer Absonderung von Plasmaballen, die den Farbstoff in noch höherem Grade speichern, wie das übrige Cytoplasma, und meist bald in den Zellsaft ausgestossen werden. Die Ballenbildung gleicht der nach Einwirkung von Oxalsäure.

Durch Methylenblau werden aber auch noch andere von Pfeffer Grana genannte Desorganisationsproducte erzeugt, die sich deshalb zweifellos als solche erweisen, weil sie bei genügender Verdünnung nicht mehr auftreten. Sie speichern den Farbstoff ganz besonders stark.

Da man es leicht in der Hand hat, durch Auswaschen des Farbstoffes die Ursache der vorhin erwähnten Ballenbildung zu beseitigen, so bemühte ich mich zu beobachten, welches Schicksal

1) a. a. O., p. 50.
2) l. c., p. 250.
3) l. c., p. 265.
4) l. c., p. 262 f.

die Zelle nach Ausscheidung solcher Massen erfährt. Bleibt sie trotz des Verlustes, den die Masse des Cytoplasmas dadurch erfährt, noch lebensfähig? Oder werden vielleicht die ausgestossenen Ballen wieder in das Plasma aufgenommen?

Es wurden zu diesen Experimenten, die sich besonders deshalb gut eignenden Rhizoiden von *Chara* benutzt, weil man hier die Ballen leicht in grosser Anzahl erhalten kann. In den *Chara*-Rhizoiden kommt es auch häufig vor, dass auf kurze Strecken Plasmaplatten und -pfropfen das ganze Lumen ausfüllen und bei der lebhaften Strömung des Plasmas, die in den Zellsaft entleerten Ballen häufig in engere, einer etwaigen Vereinigung günstige Berührung mit dem Cytoplasma kommen.

Doch konnte ich weder beobachten, dass die Zellen eine erhebliche Schädigung erlitten hätten, noch auch, dass die Ballen wieder in das Plasma aufgenommen worden wären, obwohl sie manchmal tief in die das Lumen verstopfenden Plasmaportionen eingepresst werden.

Es zeigt, wie schwer sich Plasmamassen, denen wir doch nur geringe stoffliche Unterschiede zuschreiben können, wieder vereinigen. Die Erscheinung reiht sich in dieser Beziehung der von Celakowsky[1]) und vor ihm von Cienkowsky beobachteten Thatsache an, dass das Plasma verschiedener nahe verwandter Myxomyceten sich überhaupt nicht, ja selbst das derselben Art nur unter besonderen Verhältnissen vereinigt.

Uebrigens ist das Leben in den Ballen, weder in den durch Anilinfarben verursachten, noch auch den durch Oxalsäure oder höhere Concentrationen von Ammoniak veranlassten, beim Ausstossen schon erloschen, es dauert auch oft lange bis es erlischt. Ist dies aber eingetreten, so giebt sich das an einem Unregelmässigwerden des bis dahin regelmässig kreisförmigen Umrisses zu erkennen.

---

1) Ueber die Aufnahme lebender und todter verdaulicher Körper in die Plasmodien der Myxomyceten. Flora 1892, p. 212 f.

Allgemeine Charakteristik der Desorganisationserscheinungen im Cytoplasma.

Es wird jetzt unsere Aufgabe sein, die Erscheinungen vergleichen, um zu unterscheiden, was, gleichviel durch wel Mittel der Tod der Zelle herbeigeführt wurde, eintritt, und was nach den charakteristischen Eigenschaften des zerstörenden Ag Besonderes zu erkennen ist. Also das Unterscheiden der allg meinen und der specifischen Desorganisationserscheinung

Sichtbare Veränderungen spielen sich hauptsächlich und den meisten Fällen nur am oder im Protoplasma, und zwar ungeformten, im Cytoplasma, ab und sind als solche der C figuration und der Structur desselben zu unterscheiden. selten sind auch solche im Saftraum der Zelle zu beobacht die Desorganisation im Kern bietet wenig, was der unmittelba Beobachtung zugänglich wäre.

Ich werde in der Folge bei der Besprechung der Ersc nungen und ihrer Bedeutung die Unterscheidung Configu tionsänderungen und Veränderungen im Innern festhal

A. Veränderungen der Configuration des Protoplasm

Die Veränderungen der Configuration des Protoplasmas im Wesentlichen der Ausdruck von Aenderungen der physi lischen Spannungen in der Zelle und beruhen zum guten Th darauf, dass das bestehende Verhältniss zwischen Plasma Zellsaft Störungen erleidet. Dabei können entweder beide a betheiligt sein, oder auch nur eins von beiden. Besonders Zellsaft spielt bei manchen, jedoch nicht bei allen Configuratio änderungen offenbar nur eine passive Rolle.

Eine der häufigsten und am meisten in die Augen fallend Desorganisationserscheinungen ist der Collaps des Protoplast das unregelmässige Zurückweichen von der Zellwand. Er ist untrügliches Zeichen für das Schwinden des Turgors, das imm mit dem Tode verbunden ist.

Hofmeister erklärte deshalb Contraction des Prot plasten für eine allgemeine, immer eintretende Absterb

erscheinung[1]): „In absterbenden oder abgestorbenen Zellen findet man den protoplasmatischen Inhalt stets auf einen hinter dem Volumen der Zelle weit zurückbleibenden Raum zusammengezogen." Das ist nun keineswegs der Fall. Auch führt Hofmeister unmittelbar im Anschlusse an jenen Satz selbst Thatsachen an, die die allgemeine Giltigkeit dieses Satzes einschränken.

Ausser durch Einwirkung extremer Temperaturen tritt aber auch durch hohe Lichtintensitäten und eine grosse Reihe schädlicher Stoffe, wie besonders Säuren und Metallsalze, bei intensiver Einwirkung das Absterben ohne Contraction ein.

Die Desorganisation der Zelle ist also ebensowenig mit einer Contraction des Protoplasmas nothwendig verbunden, wie eine Contraction desselben nothwendig mit der Desorganisation verbunden zu sein braucht, wie ohne Weiteres die zur Genüge bekannten plasmolytischen Versuche lehren.

Mit der Desorganisation verknüpfte Contractionen sind ein Zeichen allein dafür, dass jene nicht plötzlich zum Tode führt, sondern nur ein allmähliches Ableben einleitet. Contraction ist deshalb die stete Begleiterscheinung des natürlichen Absterbens, sowie von Agentien, die entweder an sich nicht äusserst schädlich sind, oder, in geringem Schädlichkeitsgrade zur Einwirkung gebracht, nicht unmittelbar den Tod herbeiführen.

Wirken die schädigenden Einflüsse nur rasch genug tödtlich, so kommen Contractionen nicht zu Stande. Es ist auch einzusehen, weshalb.

Contractionen sind stets verbunden mit einer Herabsetzung des osmotischen Druckes und haben als zweite Hauptbedingung ihres Zustandekommens die Beweglichkeit des Protoplasmas.

Bleibt eine der Bedingungen unerfüllt, so sind Contractionen nicht möglich. Nun wird zwar das Protoplasma mit dem Tode stets durchlässig für die im Zellsaft gelösten, die Ursache des osmotischen Druckes bildenden Stoffe, der Turgor wird also stets schwinden, aber die Bewegungsfähigkeit des Plasmas wird bald mehr, bald weniger rasch vernichtet. Je rascher also ein Desorganisationsmittel wirkt, um so weniger bleibt dem Plasma Zeit

1) Zelle, p. 10.

zur Contraction, im todten, coagulirten Zustande ist aber ei solche unmöglich.

Nur wenn während des bewegungsfähigen lebendigen Z standes des Plasmas der osmotische Druck so weit herabsi dass er negative Werthe erreicht, treten Contractionen ein.

Die Verminderung der osmotisch wirksamen Substanzen m häufig auf einer mit Erhöhung der Filtrationsfähigkeit verbu denen Schädigung des Protoplasten beruhen, jedoch ist es au möglich, dass diese Verminderung unmittelbar durch Umsetzung im Zellsaft erfolgt, die durch die einwirkenden Kräfte oder von aussen bis in den Zellsaft eingedrungenen Stoffe hier v anlasst werden. Der Protoplast folgt dann nur vermöge sei Contractionsbestrebens.

Zwar könnte trotzdem eine Verminderung des osmotisc Druckes stattgefunden haben, auch wenn das Protoplasma n der Zellwand anliegt, sie brauchte nur nicht gross genug wesen zu sein, um ein Abheben von der Wand zu bewirk Vielfach mag dies auch der Fall sein, dass aber eine sol Verminderung des osmotischen Druckes nicht immer mit Desorganisation verknüpft sein muss, zeigen die Vorgänge Behandlung mit Säuren, die bei jungen *Trianea*-Haaren Platzen der Zelle bewirken, also eher auf eine Erhöhung, eine Erniedrigung des Turgors schliessen lassen.

Contraction ist weder ein allgemeines Symptom der D organisation, noch ein für bestimmte Ursachen specifisches. ist aber ein Kennzeichen für die Einwirkung eines Desorga sationsmittels von geringerem Schädlichkeitsgrade, das dem Pro plasma noch eine Zeit lang die Bewegungsfähigkeit lässt, ehe die mit dem Tode verbundene Erstarrung herbeiführt.

Weniger einfach zu erklären sind die ausserordentlich a fälligen Formumwälzungen, bei denen das Protoplasma nicht e so passive, sondern eine mehr active Rolle spielt. Das betr einmal die, welche als Reaction von Inductionsschlägen und l extrem hohen wie niedrigen Temperaturgraden eintreten, sov auch die Absonderung von Plasmaballen in Folge der Einwirku von Anilinfarben, Säuren und relativ hohen Concentrationen v Alkalien.

Im Wesentlichen kommt in ihnen gewiss das Abrundungsbestreben, die Neigung zur Vereinfachung der Gestalt von der im Leben durch die Wechselwirkungen chemisch-physikalischer Kräfte aufrecht erhaltenen Ausgestaltung zu der einer rein von physikalischen Formungsgesetzen beherrschten plastischen Masse zum Ausdruck[1]). Freilich giebt es durch mannigfache Nebenreactionen, die heute noch nicht im Entferntesten zu durchschauen sind, hervorgerufene Complicationen.

Wenn das Plasma ein reich gegliedertes Netz bildete, kommt es gewöhnlich zum Reissen und Einziehen dünner Stränge und zum Zurückziehen dickerer, den Kern mit sich führender Plasmastränge in den Wandbeleg, so dass nun die Configuration des Plasmas der einfacheren Gestaltung gleicht, die normal in Zellen mit nur wandständigem Protoplasma vorhanden ist. Einen weiteren Schritt in der gleichen Richtung haben wir in den Theilungen der gesammten Plasmamasse und in der Vereinigung um mehrere Attractionscentren vor uns, wie dies nach Einwirkung von Inductionsschlägen geschildert wurde. Die hierbei ausgeführten Bewegungen sind keine anderen, wie solche zäher Massen, die, aus einer aufgezwungenen Configuration befreit, wieder nach der Gleichgewichtslage streben.

Wie wir sahen, kommt es aber auch zur Bildung und Absonderung von Ballen und Klumpen. Bei diesen haben wir es offenbar mit local früher oder in anderer Weise, als das übrige Plasma geschädigten Massen zu thun.

Es ist bemerkenswerth, wodurch solche Reactionen hervorgerufen werden. Wir begegneten ihnen besonders in Folge der Einwirkung von Stoffen, und zwar sehr schädlichen, wie Säuren, schon in sehr niedriger, weniger schädlichen, wie Basen, in relativ hoher Concentration, auch bei der Einwirkung von Anilinfarbstoffen, besonders Bismarckbraun[2]), sind sie zu beobachten.

Das Eintreten ausschliesslich bei plötzlichen Temperaturschwankungen weist uns auf die Bedeutung des plötzlichen Wechsels für solche lebhafte Massenumwälzungen hin und bringt

---

1) Pfeffer, Physiologie II, p. 384.

2) Pfeffer, Aufn. v. Anilinfarben, p. 262.

damit eine Bestätigung der Vermuthung **Pfeffer's**, dass si
bis zu einem gewissen Grade **Erfolge des plötzlichen Wech**
sels sind.

Auch wenn wir den ähnliche Wirkungen verursachende
Agentien genauer nachforschen, so sind es **solche**, die an un
für sich plötzlich wirken, wie elektrische Schläge, oder dies unte
den obwaltenden Umständen thun, wie dies bei den erwähnte
Stoffen von bestimmter Höhe der Concentration ab der Fall is
Dieses Verhalten des Plasmas gegenüber starke Reactionen hervo
rufenden Lösungen ist übrigens recht wohl verständlich. Bei de
ungleichmässigen Massenvertheilung des Plasmas, den Schwan
kungen in der Dicke der Fäden und des Wandbeleges werde
die Stoffe das Plasma nicht gleichmässig durchdringen. A
dünnen Stellen, die rasch durchdrungen werden, wird die ge
sammte Masse zu gleicher Zeit reagiren. An Stellen, an dene
die Plasmaschicht mächtiger ist, wird aber die Reaction in de
Peripherie schon beginnen, wenn die die Reaction hervorrufende
Stoffe noch nicht tiefer in's Innere eingedrungen sind. Unte
diesen Verhältnissen sind Trennungen ganz natürlich.

Wir haben also auch in solchen Deformationen nicht speci-
fische Desorganisationserscheinungen zu erblicken, sie sind mehr
nur **Zeichen plötzlicher und nicht die ganze Plasma-
masse auf einmal gleichmässig in Mitleidenschaft
ziehender Störungen**, sie zeigen, dass sich der Plasmakörper
„neuen Bedingungen nicht immer in Eile vortheilhaft accommo-
diren kann“ [1]). Deshalb ist auch selbst nach ausserordentlich
stark in die Augen tretenden Veränderungen noch vielfach die
Möglichkeit einer Wiederherstellung des ursprünglichen Zustandes
vorhanden.

Es wiederholt sich hier im Elementarorganismus, was wir
an complicirt gebauten Organismen im Grossen täglich wahr-
nehmen können. Auffallende Formänderungen, die nicht unbe-
dingt Vernichtung zur Folge haben müssen, in dem einen Falle,
geringe Formänderungen bei ausserordentlich vernichtender Wir-
kung im andern.

---

1) **Pfeffer**, Physiologie II, p. 384.

Der Grad der Formänderungen ist also kein Maassstab für den Grad, bis zu dem die Vernichtung der Organisation fortgeschritten ist, nicht einmal bei demselben Agens.

Wie im Einzelnen der plötzliche Wechsel solch' auffällige Umgestaltungen hervorzurufen vermag, während sie bei gleicher, aber nur allmählich bis zur gleichen Höhe gebrachter Intensität der Agentien ausbleiben, entzieht sich noch der Beurtheilung.

Dass es geschieht, hat aber naheliegende Analogien im alltäglichen Leben. Wir sehen auch viele Körperschaften, Völker heute unter gleichen, von früheren weit verschiedenen Verhältnissen leben; die einen aber nach Ueberwindung heftiger Krisen unter mannigfachen Neugruppirungen, die mit der plötzlichen Umgestaltung verknüpft waren, die anderen ohne jede Krise durch allmähliche schrittweise Veränderung.

B. Veränderungen im Inneren des Plasmas.

Darüber wird Niemand zweifeln, dass die Desorganisation der Zelle stets mit molekularen Veränderungen im Protoplasma verknüpft sein muss. Diese finden aber nicht immer auch in sichtbaren Veränderungen ihren Ausdruck. Selbst ein mit der Beobachtung des Protoplasmas vertrautes Auge vermag deshalb nicht einmal immer unmittelbar zu entscheiden, ob eine Zelle lebendig oder todt ist.

Strömt das Plasma, so zeigt ein Stillstand der Strömung, der beim Eintritt des Todes ja stets sich einstellt, wohl häufig Störungen im Innern an, aber häufig geht diesem Stillstand sogar eine Periode lebhaftester Bewegung als anfängliche Aeusserung schliesslich zum Tode führender Desorganisationen voraus. Dass schädigende äussere Eingriffe eine Beschleunigung, ja selbst die Erregung einer Strömung da, wo früher keine vorhanden war, verursachen können, ist durch das Studium der Protoplasmabewegungen bereits festgestellt[1]), wenn auch keineswegs alle Strömungsbewegungen allgemein als Folge schädlicher Einflüsse zu deuten sind, wie dies Ida Keller[2]) gethan hat.

---

1) Hauptfleisch, Untersuchungen über die Strömung des Protoplasmas in behäuteten Zellen. Pringsheim's Jahrb., Bd. XXIV.

2) Ida Keller, Ueber Protoplasmaströmung im Pflanzenreich, 1890.

Sicher ist, dass in Folge der Einwirkung schliesslich z
Desorganisation führender Agentien manchmal eine Beschle
nigung der vorhandenen Strömungsbewegung bis zu fieberhaft
Graden zu beobachten ist, in anderen Fällen dagegen eine e
schiedene Lähmung derselben.

Eine solche fieberhafte Erhöhung der Bewegung ist z.
für die Einwirkung hoher Temperaturen gewiss, jedoch n
wenn eine allmähliche Erhöhung bis zu maximalen Graden sta
fand. Ein plötzlicher Wechsel führt stets zeitweilige Stocku
der vorhandenen Strömung herbei.

Vielleicht ist bei Steigerung der innerhalb gewisser Grenz
für das Leben nothwendigen äusseren Einflüsse eine Erhöhu
der Bewegung die Regel, wenn nicht das Maass des einwirke
den Agens über das Ultramaximum hinausging, oder ein plöt
licher Wechsel Stockung herbeiführte.

Eine für die Strömungsbewegung irrigatorische Wirku
kommt übrigens auch verdünntem Alkohol und Aether zu. Au
bei der Einwirkung von Wasserstoffsuperoxyd konnte ich en
schieden eine anfängliche Beschleunigung der Bewegung beo
achten.

Doch kommt auch entschiedene Lähmung der Bewegun
vor, die nicht eine Folge plötzlichen Wechsels sein kann. S
durch Säuren und durch eine Reihe von Giften, besonde
Metallgiften und Giften aus der Gruppe der Halogenverbindunge
wie von Chlor und Jod.

Ob Erregung, ob Lähmung der Strömung, entspricht offe
bar der Art der Einwirkung, ob sie eine von vornherein d
Lebensvorgänge im Plasma lähmende, auf Coagulation hi
arbeitende ist, oder dieselben in einer auf die Dauer vom Org
nismus nicht zu ertragenden Weise steigert, oder schliesslich d
Stoffwechselvorgänge verändert, so dass sich immer mehr ve
grössernde Missverhältnisse entstehen, die gleichfalls, wenn au
erst nach längerer Zeit, mit vollständiger Desorganisation, m
dem Tode der Zelle enden müssen.

Bezüglich der Art der Veränderungen im Innern des Plasm
die in erhöhter Schnelligkeit der Bewegung zum Ausdruck komme
können wir nur schliessen, dass entweder die Triebkräfte erhö
oder dass Widerstände verringert werden. In letzterwähnter B

ziehung wäre es wohl denkbar, dass die Herabsetzung der inneren Reibung im Spiele wäre und eine solche muss stattfinden, wenn die Einwirkung des Agens mit einer Erhöhung des Wassergehaltes verknüpft ist, auf eine Verflüssigung hinarbeitet.

An eine Erhöhung der Triebkräfte zu denken, liegt gewiss für hohe Temperaturen sehr nahe, die, wie bekannt, im Allgemeinen die Reactionsfähigkeit von Stoffen erhöhen. Auch die Elektricität befördert oder leitet selbst Zersetzungen ein, und es ist sehr bemerkenswerth, dass sogar nach den auffälligsten Massenumwälzungen die Bewegungsfähigkeit nach Einwirkung elektrischer Schläge nur auf kurze Zeit erlischt, um dann häufig bis zu fieberhafter Schnelligkeit sich steigernd zurückzukehren.

Auf Coagulation hinwirkende Säuren, von denen wir schliessen müssen, dass sie sehr wichtige Stoffe binden — ich erinnere daran, dass das lebendige Plasma basisch reagirt —, lähmt dagegen die in den Strömungen zum Ausdruck kommende Bewegungsfähigkeit in jeder Concentration.

Die Desorganisationserscheinungen, die sich im Innern des Protoplasmas unmittelbar beobachten lassen, machen sich in zweierlei Richtung geltend: es kommt entweder zu Granulationen, also zu Fällungserscheinungen, oder zur Vacuolisirung, also zu Lösungserscheinungen[1]).

Auch können durch ein und dieselbe Ursache beiderlei Erscheinungen gleichzeitig hervorgerufen werden. Das kann auch beim Zusammenbruch eines so complicirten Organismus, wie die Zelle, durch den es nun den mancherlei vorher getrennten Stoffen möglich ist, sich zu mischen und miteinander in Reaction zu treten, nicht Wunder nehmen.

Beim normalen Absterben von Zellen scheint das Letzterwähnte übrigens regelmässig der Fall zu sein. Das Plasma nimmt ein im Vergleich zum lebenden mehr körniges Aussehen an, daneben erscheinen eine Anzahl Vacuolen in demselben, wie dies oft gelegentlich beschrieben und abgebildet worden ist. Die Umwandlung in eine vacuolig-körnige Masse ist besonders auch dem durch mechanische Eingriffe zum Absterben gebrachten

1) Pfeffer, Physiologie II, p. 429.

Protoplasma eigen, sie tritt beim Zerschneiden von Zellen Wasser ein, wie auch, wenn durch heftiges Plasmolysiren e Absterben bis auf die innere Hautschicht stattfand[1]).

Vielfach tritt aber die Granulation als hauptsächlich Charakteristicum in den Vordergrund, wie z. B. bei der B handlung mit Säuren, mit Metallsalzen, bei extremer Wirku von Wärme und Licht. Dass wir in dieser Granulirung d Plasmas Fällungen zu erblicken haben, dürfte kaum einem Zwei begegnen. Was die Form der Ausscheidungen betrifft, so i dabei der Beachtung werth, dass die meist runden Gebilde häu sich aneinander lagern und dadurch die Entstehung dendritisch Formen oder netzartiger Bildungen veranlassen.

Diese Ausscheidungen verdienen übrigens auch deshalb b sondere Beachtung, weil sie bei den meisten der durch rasc Coagulation tödtlich wirkenden Agentien auftreten, die a Fixirungsmittel zum Zwecke nachträglicher Färbung benut werden. Es geht ohne Weiteres daraus hervor, wie kritisch d Deutungen aufzunehmen sind, die man den durch Speicheru von Farbstoffen nach dieser Behandlung hervortretenden G bilden beigemessen hat. Sind die differenzirten Körperchen wirkli solche, die wie im Leben erhalten geblieben sind, oder könn es nicht auch durch die Behandlung entstandene Desorganisatio producte sein? Dass dies thatsächlich vorkommt, ist nach d Untersuchungen A. Fischer's[2]) gewiss, umsomehr, als oft n bestimmte Fixirungsmethoden zu einem Ziele führen.

Vergleiche des Verhaltens auf verschiedene Weise abg tödteter Zellen werden hierüber erst Klarheit bringen könne Vor der Hand ist jedenfalls kein Recht da, leicht färbbare Thei getödteter Zellen für Organe des Plasmas zu erklären. D einschlägigen Untersuchungen sind zunächst nur als Studien üb rasch desorganisirtes und deshalb in seiner Configuration erhalten Protoplasma zu betrachten.

---

1) Abgebildet z. B. bei Pfeffer, Ueber Aufnahme u. Ausgabe ungelöst Körper, Fig. 2 u. 8.

2) Zur Kritik der Fixirungsmethoden und der Granula, Anatom. Anzeige Bd. IX, 1894 und Neue Beitr. z. Kritik d. Fixirungsm., ebenda, Bd. X, 1895.

Als weitere charakteristische Veränderung im Innern des Protoplasmas, die mit der Desorganisation verknüpft sein kann, ist die Vacuolisirung zu nennen.

Die Vacuolenbildung ist auf zweierlei Weise denkbar. Entweder die Vacuolen entstehen durch eine Herabsetzung der Wasseraufnahmefähigkeit in Folge der Gerinnung, wie dies bei der Coagulation von Eiweissstoffen und anderen colloidalen Körpern geschieht. Oder sie sind Lösungserscheinungen und bedeuten, dass unter dem Einflusse der Agentien Stoffe löslich werden, die vorher nicht löslich waren und deren Löslichkeitsbestreben so gross ist, dass sie der Umgebung Wasser zu entziehen vermögen.

Es ist klar, dass diese löslich werdenden Körper bereits im Plasma vorhanden, aber unter den bestehenden Verhältnissen nur nicht löslich gewesen sein können, oder dass sie unmittelbar erst durch Umsetzungen, die durch die Desorganisationsmittel eingeleitet wurden, gebildet worden sind. Dem sei wie wolle, es würde dieser Modus der Entstehung ganz analog dem sein, den Pfeffer[1]) in seinen Experimenten mit Plasmodien von Myxomyceten hervorzurufen vermochte.

Beides ist verwirklicht. Die kleinen Vacuolen, die bei normal absterbenden oder rasch coagulirend wirkenden Mitteln auftreten, sind auf die ersterwähnte Weise zu erklären, denn sie treten plötztlich auf und vermögen nicht sich allmählich zu vergrössern. Man könnte sie Expulsionsvacuolen nennen.

Vacuolisirungen dagegen, wie sie für die Einwirkung von basischen Stoffen charakteristisch sind, können keinesfalls auf diese Weise erklärt werden. Das Auftreten während der vollen und oftmals gesteigerten Bewegungsfähigkeit, das allmähliche Anwachsen zu bedeutender Ausdehnung wäre nicht möglich, wenn das Plasma bereits im Gerinnen begriffen wäre. Man könnte diese Vacuolen mit Rücksicht auf ihre Entstehung im Gegensatz zu den vorhin besprochenen Solutionsvacuolen nennen. Denn sie entstehen in Folge der Lösung von Stoffen, deren wasseranziehende Kraft grösser ist, wie die des ursprüng-

---

1) Zur Kenntniss der Plasmahaut und der Vacuolen, p. 197.

lichen Saftraumes, auf dessen Kosten allein die Vergrösserun
der neu entstehenden Vacuolen möglich ist.

Wenn wir nach den Stoffen fragen, die unter dem Einfluss
des Agens gelöst werden, so bieten sich uns wenig Anhaltspunkt
diese Frage zu beantworten. Soviel lässt sich immerhin schliesse
dass es nicht colloidale Theile des Plasmas sein werden, d
diese nur sehr geringe osmotische Kräfte zu entwickeln vermöge
sondern Salze, seien es nun organische oder anorganische. E
müssen aber Körper sein, die regelmässig und oft in sehr grosse
Mengen im Plasma vorhanden sind, sonst wäre eine derartig
Schaumbildung, wie wir sie nach der Einwirkung von Base
kennen gelernt haben, nicht möglich.

Ueber die Rolle, welche die Stoffe spielen, haben w
wenigstens einige Anhaltspunkte. Es ist zu beobachten, das
die Vacuolen wieder verschwinden, auch ohne dass de
Tod eintritt, vorausgesetzt, dass der Vorgang gewisse Grenze
nicht überschritt. Es muss also entweder ein allmählicher Con
sum der Stoffe durch das Plasma stattfinden, oder diese Stoff
müssen durch dasselbe hindurchwandern in das umgebend
Medium, oder in den Zellsaft.

Dass gerade basische Stoffe in der Weise wirken, gewinnt
erhöhte Bedeutung dadurch, dass das Protoplasma basisch
reagirt[1]). Dies legt den Gedanken nahe, dass durch die in
normalem Maasse vorhandenen Basen gewisse Stoffe im Plasma
gelöst oder in Lösung erhalten werden und dass dies für den
normalen Stoffwechsel nothwendig ist. Durch eine abnorme Zu-
führung von basischen Stoffen wird dann auf einmal mehr gelöst,
als sich mit dem Plasma zu vermischen vermag und erst nach
und nach wird der gelöste Stoff consumirt.

C. Desorganisation und Plasmastructur.

Ich habe mich bisher nicht darauf eingelassen, auf die
Structur des Protoplasmas einzugehen und habe die Veränderungen
geschildert, ohne dabei von anderen Voraussetzungen auszugehen,

1) Pfeffer, Physiologie I, p. 317 und Anilinfarbstoffe, p. 267.

als denen, die auf unmittelbare Beobachtung gegründet sind. Es geschah absichtlich, da die Anschauungen über die allgemeine Structur des Plasmas noch sehr problematisch sind und weil gerade durch die vorliegenden Studien auch ein Beitrag zur Lösung dieses Problems erstrebt wurde.

Das allem pflanzlichen Plasma gemeinsam Sichtbare ist nur eine hyaline Grundmasse und Körnchen. Vacuolen sind, abgesehen von der übrigens auch nicht jederzeit vorhandenen Hauptvacuole, dem Zellsaft, wohl sehr häufig, aber durchaus nicht immer zu beobachten. Auch die besten optischen Hilfsmittel lösen z. B. in dünnen Strängen und Häutchen des Plasmas von *Momordica*, *Urtica* und *Trianea* meist — ich sage nicht: immer — schlechterdings nichts anderes auf.

Nach zahlreichen Beobachtungen, deren Genauigkeit anzuzweifeln mir nicht einfällt, sind nun netzförmige, fibrilläre Gebilde ausser den granulösen im Protoplasma gesehen worden, nicht nur im todten, sondern auch im lebendigen.

Jeder kann diese verschiedenen Structuren beobachten, sogar in gleichartigen Zellen ein und derselben Pflanze, desgleichen auch die neuerdings durch Bütschli in den Vordergrund des Interesses gerückte Schaumstructur, die Crato[1]) auch an einigen pflanzlichen Objecten beschrieb und in allerdings sehr schematisirter Weise abbildete. Und jeder hat es in der Hand, diese Structuren willkürlich hervorzurufen. Es wird ihm das Plasma gleichartiger Zellen unter Einwirkung des Wasserstoffsuperoxydes in fibrillärer, unter Einwirkung von Säuren und vielen anderen Giften in körniger Structur, die bei gewisser Anordnung der Körnchen zur Netzstructur wird, endlich unter Einwirkung basischer Stoffe in alveolärer Structur erscheinen.

Und diese Structuren treten, wie ausdrücklich hervorgehoben werden mag, nicht erst mit dem Tode auf.

Das, was man in der Regel als Structur bezeichnet, erweist sich demnach als von äusseren Einwirkungen abhängig.

Man kann wohl einwenden, dass Stoffe, die Desorganisation veranlassen, hier nicht entscheiden können. Doch ist zu be-

1) Beitrag zur Kenntniss der Protoplasmastructur. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., 1892, p. 451 f.

denken, dass es für viele dieser Agentien noch einen Grad gie
der ertragen werden kann, ohne dass das Leben vernichtet wi
der aber doch in der Structur des Plasmas zum Ausdru
kommt, sei es nun vorübergehend oder für längere Zeit.

Sicher werden in Folge der Accommodationsfähigkeit au
unter Umständen immer höhere Intensitäten ertragen und dadur
auch immer deutlichere und dauernde Structurveränderung
herbeigeführt.

Bei Zellen, die in Folge besonderer Lebensweise leicht
die Lage kommen, erhebliche Veränderungen in ihrer Umgebu
zu erfahren, wie submerse Wasser- und Schwimmpflanzen, z.
Saprolegnia, Algen, Wurzelzellen von *Trianea,* auch *Myxomycete*
Plasmodien, wird einem aufmerksamen Beobachter nicht entgehe
dass das Plasma durchaus nicht immer die gleiche Struct
besitzt.

Besonders auffällig ist dies an Plasmodien von Myxomycete
die manchmal frei von Vacuolen sind, manchmal einen vo
ständigen Schaum bilden. Diese Veränderungen sind sowohl
Plasmodien gleichaltriger Kulturen, als auch an solchen derselb
Kultur zu verschiedenen Zeiten oder in verschiedenen Theil
derselben zu beobachten.

Aus alledem geht hervor: Das Protoplasma ist nicht ei
Masse von unveränderlicher sichtbarer Structur. R
ticulär, fibrillär, alveolär sind nur Zustände, die von e
und demselben Plasma vorübergehend oder dauernd, im Leb
oder auch erst beim Absterben angenommen werden könne
Sie sind es keinesfalls, die der unzweifelhaft vorhandenen unve
äusserlichen organischen Gliederung entsprechen. In sichtbar
Structuren kommt mithin auch weder das Wesen der Orga
sation des Plasmas, noch ein wesentliches Charakteristicum de
selben zum Ausdruck.

Veränderungen im Zellkern.

Der Kern erleidet bei der Desorganisation der Zelle a
gemein wenig sichtbare Veränderungen. Er bewahrt fast unt
allen Umständen seine Form, nur die Ausdehnung ändert si

in bemerkenswerther Weise. Hinsichtlich der structurellen Desorganisationserscheinungen verhält er sich im Ganzen dem Cytoplasma gleich, wird granulös, wenn dieses granulös wird, vacuolig, wenn dieses vacuolig wird.

Bemerkenswerth aber ist, dass er sich in vielen Fällen empfindlicher erweist, als das Cytoplasma, wofür bereits Pfeffer[1]) Beispiele geschildert hat; er fand den Tod des Kernes durch Speicherung der den Zellen dargebotenen desorganisirend wirkenden, aber im Leben nicht gespeicherten Farbstoffe angezeigt, während das Cytoplasma noch ungefärbt war und auch durch andere Zeichen verrieth, dass das Leben in ihm noch nicht erloschen war.

Besonders deutlich ist die geringere Widerstandsfähigkeit des Kernes bei der Desorganisation der Zelle durch elektrische Schläge zu erkennen. Da gelingt es, den Kern abzutödten, während das Cytoplasma noch mehrere Stunden lang am Leben bleibt.

Ein sehr günstiges Object sind dafür die Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica*, in denen die Tödtung durch Speicherung des im Zellsaft gelösten Farbstoffes angezeigt wird, dem in Folge der Schädigung theilweise vom Cytoplasma der Durchlass gewährt wird, was sich übrigens auch in einem Verblassen des Zellsaftes kund giebt.

Die erste Wirkung der Elektricität ist ein Anschwellen des Kernes bis oft auf über das Anderthalbfache seines ursprünglichen Durchmessers, er nimmt dabei, auch wenn er vorher ovale Form besass, scharf kreisrunden Umriss an. Plötzlich aber fällt er zusammen, die Umrisse werden unregelmässig und die Speicherung des Farbstoffes tritt ein.

Das Cytoplasma dagegen vermag noch Stunden lang — ich beobachtete bis sechs Stunden — lebend zu bleiben. Schon die Strömung zeigte dies an, die nach Ueberwindung der ersten Umwälzungen oft mit aussergewöhnlicher Schnelligkeit zurückkehrte.

Wir besitzen also in der Elektricität ein Mittel, kernloses Protoplasma innerhalb der Zelle herzustellen, was sich unter

---

1) Anilinfarbstoffe, p. 206 u. 276.

Umständen für weitere Forschungen nutzbar machen lässt.
sonders nachdem durch Demoor's[1]) Untersuchungen bek
geworden ist, dass es auch Mittel giebt, das Plasma abzutö
und nur den Kern am Leben zu erhalten. Diese Thats
luden förmlich dazu ein, sich ihrer als Basis für das we
Studium der Beziehungen zwischen Kern und Cytoplasm
bedienen.

Ein Verquellen des Kernes verbunden mit Vacuolis
ist auch bei der Einwirkung von Alkalien zu beobachten, d
auch im Cytoplasma theilweise mit den durch Inductionssc
hervorgebrachten übereinstimmende Erscheinungen verursa
Doch ist die Vacuolisirung durch Alkalien weit stärker.

Die Kernkörperchen verschwinden dabei fast vollstä
und das mehr oder weniger granulöse Aussehen geht in ein
glasiges homogenes über. Ein günstiges Object für diese
obachtungen sind *Momordica*-Haarzellen, deren Kern im
deutlich granulös ist. Störend freilich sind manchmal die
den Kern sich mit Vorliebe anlegenden Leucoplasten.

Mit dem Eintritt des Todes collabirt der Kern auffall
Rasch tödtende Concentrationen von Ammoniak bringen
Kern, nachdem das Quellungsstadium vorüber ist, so
Schwinden, dass nur noch eine unscheinbare Masse übrig ble

Solange der Collaps noch nicht eingetreten ist, vermag
Kern noch sich nach der Desorganisation zu organisiren,
gleicher Weise nach rechtzeitig unterbrochenen elektrischen E
wirkungen, wie nach solchen von basischen Stoffen.

Ganz anders verhält sich der Kern bei der Desorganisat
durch Säuren. Er bewahrt nicht nur unter ihrer Einwirk
sein granulöses Aussehen, sondern dasselbe tritt noch m
hervor und wird mit dem Tode noch vermehrt. Auch der U
fang des Kernes verändert sich kaum, und die Umrisse verlie
nicht an Schärfe.

Das Gleiche gilt auch von den Desorganisationen du
abnorme — hohe, wie niedere — Temperaturen und Licht.

1) Jean Demoor, Contribution à l'étude de la physiologie de la cel
Archives de biologie, tome XIII. Liège 1894.

Im Allgemeinen entsprechen also die Desorganisationserscheinungen des Kernes, soweit diese in Structuränderungen bestehen, vollständig denen des Cytoplasmas, mögen auch graduelle Unterschiede zu beobachten sein.

Veränderungen im Zellsaft.

Veränderungen im Zellsaft sind mit der Desorganisation, wenn nicht früher, so doch im Tode stets verbunden. Sie entziehen sich aber zum grössten Theile der Beobachtung, weil es sich meist um Lösungen farbloser Körper handelt. Nur wenn etwa ein Farbstoff im Zellsaft gelöst ist, sind unter Umständen die vor sich gehenden Veränderungen unmittelbar wahrnehmbar.

Da der Zellsaft das Bestehen seiner Zusammensetzung der Schranke verdankt, die ihm durch das Leben des Protoplasmas errichtet ist, so steht, da mit dem Tode auch diese Schranke fällt, dem Herausdiffundiren nichts mehr im Wege. Von diesen herausdiffundirenden Stoffen werden nun manche, wie dies bei Gegenwart von Farbstoffen unmittelbar zu sehen ist, vom absterbenden Plasma ganz oder theilweise gespeichert, manche treten in das die Zellen umspülende Medium über, je nachdem ob und wieviel das Plasma von den Stoffen festzuhalten vermag.

Dieses Filtrationsfähigwerden des Protoplasmas, speciell der inneren Hautschicht, was sich darin ausdrückt, kann nun schon in frühen Stufen der Desorganisation eintreten. Gefärbter Zellsaft zeigt dies durch Verblassen an.

Dies steht in enger Beziehung damit, ob das Agens Collaps hervorruft oder doch auf Collaps hinarbeitet, oder nicht, d. h. es ist ebenfalls abhängig vom Schädlichkeitsgrade, also ebenso sehr von der Concentration des Agens, als von der Art desselben. So bewirken niedrige, eine ganz allmähliche Desorganisation bewirkende Concentrationen von Säuren oft Verblassen von gefärbten Zellsäften — benutzte doch Pfeffer eine schwache Citronensäurelösung geradezu zur Entfernung des gespeicherten Methylenblaus aus *Trianea*-Zellen —, während bei rasch desorganisirenden Concentrationen die ursprüngliche Farbintensität sich kaum ändert.

Besonders bei Stoffeinwirkungen ist auch oft eine Reac
änderung wahrzunehmen. Bemerkenswerth ist hierbei, dass
mag sie nun auf eine Erhöhung der Acidität oder der Ba
hindeuten, wenigstens bei sehr niedrigen Concentrationen
eintritt, als das Protoplasma Schädigungen erkennen lässt.
rothen Zellsäfte sind längst blau gefärbt, wenn die für Al
charakteristischen Desorganisationserscheinungen im Plasma
in Ausbildung begriffen sind. Ebenso werden blaue oder vi
Zellsäfte unmittelbar roth, wenn saure Lösungen sie ums
Das Plasma kann dabei noch lange am Leben bleiben.

Bei Einwirkung hoher Temperaturen habe ich eine
Reactionsänderung nicht beobachten können. Nur bei elektri
Einwirkungen färbt sich, wie schon lange bekannt, in *Tradesc*
Haaren der Farbstoff in der Nähe des negativen Poles blau
in der Nähe des positiven röthlich, woran wir eine elektroly
Wirkung zu erkennen haben.

Hin und wieder werden im Zellsaft auch Ausscheidu
durch die Desorganisationsagentien hervorgerufen, krystallin
und körnige.

Besonders basische Stoffe bewirken solche. Ich erinner
die durch Darwin's Untersuchungen bekannt gewordenen A
gationen. Doch haben diese Umwandlungen im Zellsaft für
Lebensleistungen der Zelle nicht einmal mittelbar erhebliche
deutung, worauf ich bereits früher Gelegenheit hatte, aufmerk
zu machen. Sie sind also füglich nicht als Desorganisati
vorgänge aufzufassen.

Krystallinische Ausscheidungen habe ich hin und wi
nach Einwirkung von Ammoniak beobachtet. Es dürften
manchen Fällen, nach der formellen Uebereinstimmung und
Löslichkeitsverhältnissen zu schliessen, Krystalle von Calci
oxalat sein, die in Folge der Umsetzungen, die das A
in den zuvor sauren Zellsäften veranlasst, zur Ausscheid
kommen.

Zusammenfassung und Schluss.

A. Zusammenfassung.

Zunächst will ich nochmals die Thatsachen kurz wiederholen und dann einige Sätze der Erläuterung daran knüpfen, die das enthalten werden, was mir als Gewinn an allgemeiner Einsicht aus dem Studium der Desorganisationserscheinungen hervorzugehen scheint.

Für die eine Desorganisation herbeiführenden Kräfte und Stoffe giebt es keine einzige allen gemeinsame sichtbare Erscheinung.

Die zu beobachtenden Veränderungen sind im Einzelnen folgende: Collaps des Protoplasmas, in welchem das Schwinden des Turgors zum Ausdruck kommt, ferner Configurationsänderungen, grobe Umrissveränderungen, Absonderung von Theilen des Plasmas, und schliesslich Veränderungen im Innern des Protoplasmas.

Alle diese Erscheinungen schliessen im besonderen Falle einander weder aus, noch ein, und treten in der mannigfachsten Weise miteinander verbunden nebeneinander auf.

Dass manche Agentien schon von den Anfangsstufen der Desorganisation ab auf eine Verminderung des Turgors hinarbeiten, sei es durch Umsetzungen im Zellsaft, oder durch Herbeiführung der Filtrationsfähigkeit des Plasmas, ist sicher. Doch kommt es selten (Elektricität) zu einer regelmässigen Contraction, zum Abheben des Plasmas von der Zellwand wie bei der Plasmolyse durch wasserentziehende Mittel.

Nach dem Tode ist natürlich der Turgor stets geschwunden, doch tritt nicht immer unregelmässige Contraction, Collaps, ein; auch nicht als specifische Wirkung gewisser Desorganisationsmittel. Collaps kann im Gegentheil bei jedem Desorganisationsagens eintreten, oder ausbleiben. Ob das eine oder das andere

geschieht, ist abhängig vom Schädlichkeitsgrade. Je s
licher — gleichviel ob aus qualitativen oder quantitativen (
den —, desto weniger collabirt das Plasma.

So findet bei hoher Lichtintensität, hoher Wärme, l
Concentration von Alkohol, relativ hoher von Säuren
Collaps statt, der dagegen eintritt bei niederen Intensi
resp. Concentrationen.

Doch arbeiten keineswegs alle Agentien unmittelbar d
hin, den Turgor zum Schwinden zu bringen; es ist sogar —
bei Säuren — selbst eine Erhöhung des osmotischen Dr
nicht ausgeschlossen.

Configurationsänderungen, wie Knotenbildungen,
ungen, Absonderung von Plasmaportionen, sind die Folge
plötzlichen intensiven Einwirkung mancher Agentien (Elektri
extrem hohe und niedrige Temperatur, Oxalsäure, Anilinfarbs
auch Alkalien in relativ hoher Concentration).

Sie bleiben aus bei allmählicher Steigerung der Agen
zu gleicher Höhe, als die war, bei deren unmittelbarer Ein
kung jene Deformationen eintreten.

Veränderungen der Innenbewegungen führen also nur d
wenn sie plötzlich eingeleitet werden, zu äusserlich erkennb
Massenbewegungen.

Einen Maassstab für den Grad, bis zu dem die Desorg
nisation vorgeschritten ist, giebt uns die Grösse der Defor
mationen nicht.

Structurveränderungen im Innern des Protoplas
sind nicht bei allen Desorganisationen zu beobachten.

Sind solche zu erkennen, so lassen sich Fälle von hau
sächlich dreierlei Art unterscheiden.

1. Es finden Ausscheidungen statt, die verschied
Formen besitzen können.

Meist sind es körnige Gebilde, die dem Plasma ein
Vergleich zum normalen vermehrt granulöses Auss
verleihen. (Typische Wirkung von Säuren.)

Diese Körnchen können sich jedoch auch zu Kett
Netzen, dendritischen Gebilden und anderen Gruppen v
einigen. Die Ausscheidungen können aber schon an s

faserige Form besitzen und dadurch dem Plasma ein fibrilläres Aussehen verleihen. (Charakteristisch für die Einwirkung von Wasserstoffsuperoxyd auf Zellen von *Momordica, Vallisneria* u. s. w.)

2. Es sind deutlich Lösungserscheinungen im Plasma zu beobachten, die sich in einer Vacuolenbildung äussern.

In Folge dieser Vacuolisirung kann das Plasma vollständig in einen Schaum verwandelt werden. Die Schaumwaben können beträchtliche Grösse erreichen, können aber zum Theil an der Grenze der mikroskopischen Beobachtbarkeit liegen.

Diese Wirkung ist typisch als Einfluss basischer Stoffe und tritt ausserdem häufig in Folge elektrischer Schläge ein.

3. Es findet eine Gerinnung des Plasmas unter Granulirung und Bildung von Vacuolen statt. Diese Vacuolen sind von geringer Grösse und treten nur in geringer Zahl auf.

So in zahlreichen Fällen, besonders auch bei mechanischer Zerstörung des Protoplasmas.

Die Veränderungen im Kern sind im Allgemeinen denen des Cytoplasmas vollständig analog.

Das allgemeinste Ergebniss ist hiernach die grosse Mannigfaltigkeit der Desorganisationserscheinungen. Diese sind nicht allein abhängig von der Art des desorganisirend wirkenden Einflusses, auch besteht kein unmittelbares Verhältniss zwischen der Intensität des Desorganisationsagens und dem Grade der sichtbaren Wirkung. Und andererseits haben qualitativ verschiedene Agentien übereinstimmende Desorganisationen zur Folge, so Elektricität und Alkalien, ferner Licht und Säuren.

Eine wichtige Rolle für den Verlauf der Desorganisation spielt die Plötzlichkeit der Wirkung. Das Auftreten starker Configurationsänderungen des Protoplasten ist in manchen Fällen allein davon abhängig, ob das schädliche Agens plötzlich, ob in allmählicher Steigerung wirkt; diese kann ohne sichtbare Veränderung des Protoplasten selbst über die Grade hinaus

erfolgen, bei deren plötzlicher Einwirkung die heftigsten Umwälzungen und selbst der Tod eintritt. So bei extremen Temperaturen.

Auch die Hemmungen der Bewegung strömenden Plasmas sind nur in manchen Fällen, nämlich bei den unmittelbar auf Coagulation hinarbeitenden Agentien, wie Säuren, specifische Wirkungen, in vielen Fällen sind es nur Schreckwirkungen, d. h. Wirkungen des plötzlichen Wechsels der Verhältnisse, wie z. B. bei Temperaturänderungen. Sie bleiben aus, wenn eine allmähliche Steigerung des Agens bis zu gleicher Intensität stattfand. Auch die in Folge elektrischer Inductionsschläge eintretende Hemmung ist als eine solche Schreckwirkung zu betrachten.

Das alles entspricht offenbar der qualitativ ausserordentlich grossen, aber, was die Zeit betrifft, beschränkten Anpassungsfähigkeit des Zellorganismus, der schrittweiser, wenn auch verhältnissmässig sehr rascher Steigerung noch ohne abnorme Aeusserungen sich anbequemen kann, auf unvermittelten, plötzlichen Wechsel aber mit den lebhaftesten revolutionsartigen Reactionen antwortet.

Wir begegnen damit dem Factor Zeit, der für alle Vorgänge im Organismus und insbesondere für das Ertragen von Veränderungen von der grössten Wichtigkeit, oft allein ausschlaggebend ist; so im Mikrokosmus einer Zelle, wie im Makrokosmos des Reichs der Organismen.

Wenn wir die Desorganisationsvorgänge mit Rücksicht auf die Leistungen und Fähigkeiten der Zelle sichten, so ist Folgendes hervorzuheben.

Grössere Gestaltveränderungen sind nur möglich, solange Bewegungsfähigkeit da ist. Configurationsänderungen sind deshalb immer ein Zeichen für Erhaltung der Bewegungsfähigkeit. Da solche in einigen Fällen bis unmittelbar vor dem Tode zu beobachten sind, so sehen wir, dass die Bewegungsfähigkeit erst in den letzten Stadien der Desorganisation zu erlöschen braucht. Es kommt sicher auch vor, dass eine Steigerung der Bewegungsfähigkeit des Plasmas im Laufe der Desorganisation eintritt.

Die eben erwähnten, nicht mit einer Beeinträchtigung der Bewegungsfähigkeit verknüpften Vorgänge erscheinen oft wie ein Kampf der Zelle mit den feindlich eingreifenden Agentien, die

Veränderungen oft als zweckmässige, darauf hinwirkend, soviel wie möglich der Zerstörung entgegen zu arbeiten. Das Leben erlischt dann oft nur stückweise innerhalb der Zelle, einzelne Theile werden verloren gegeben, das Lebendige sondert sich vom Todten ab, selbst wieder mehr oder weniger zahlreiche kleine zellartige Blasen bildend, die oft noch geraume Zeit den Zerfall der Zelle als eines Ganzen überdauern.

Arbeiten dagegen schädigende Einflüsse unmittelbar auf eine Lähmung der Bewegungsfähigkeit hin (wie wir es Licht, Säuren zuschreiben müssen), so sind grössere Massenbewegungen natürlich unmöglich. Dem Plasma ist dann nur, wenn die Intensität, bezüglich die Concentration des Agens, das zur Wirkung kam, von nicht sehr hohem und erst nach längerer Zeit den Tod herbeiführendem Schädlichkeitsgrade war, eine geringe Contraction von der Zellwand gestattet. Diese Contraction tritt aber erst fast gleichzeitig mit dem Tode und plötzlich ein. In sehr rasch zum Tode führenden Intensitäts- und Concentrationsgraden geschieht auch dies nicht, die Bewegungsfähigkeit erlischt unmittelbar und die Folge ist eine formelle Fixirung des Protoplasmas.

Die Desorganisationsvorgänge, die sich im Innern des Plasmas abspielen, sind der Beobachtung schwer zugänglich, sie äussern sich nicht immer in sichtbaren, charakteristischen Veränderungen. In einigen Fällen doch, und in diesen sind wir im Stande, allgemeine Schlüsse über die Bedeutung der Erscheinungen zu ziehen.

So dürfen wir die sehr häufige Vermehrung des granulösen Aussehens des Plasmas als die Folge von Fällungen ansprechen, dürfen in der Bildung von Vacuolen Lösungserscheinungen sehen. Das können abnorme Steigerungen an sich normaler Vorgänge sein, es braucht sich keineswegs immer um Stoffwechselprocesse abnormer Art zu handeln, die dem Organismus fremd sind. Wir erhalten aus diesen Beobachtungen unter Berücksichtigung des zur Wirkung gebrachten Agens immerhin mancherlei Fingerzeige, die fruchtbar werden können.

Insbesondere ist hier auf die lösende Wirkung der Alkalien hinzuweisen. Das Plasma reagirt alkalisch. Wenn wir die bei der Desorganisation sich in extremer Weise äussernde Wirkung

der Theorie von der den Membranen und Stärkekörnern eigenen Molekularstructur nicht haltbar ist.

Nägeli[1]) braucht einen Vergleich, der auch an dieser Stelle eine sehr anschauliche Vorstellung der Vorgänge giebt. Wie nämlich eine Kugel in radialer Richtung an eine zweite anprallend, dieser eine Bewegung in gleicher Richtung mittheilt, dagegen in jeder anderen Angriffsrichtung eine von dieser verschiedene, wobei sie selbst die Richtung ihrer Bewegung ändert, so haben wir uns auch in allen Fällen, in denen nicht sofort der Tod eintritt, sondern nur ein Zustand acuter Krankheit, die Sache so zu denken, dass die normalen Kettenbewegungen, die im lebenden Protoplasma sich stetig vollziehen, durch die desorganisirenden Agentien die gewohnte Richtung ihrer Wirkung verlassen. Es hängt von der Kraft des Agens einerseits, von der Richtung andererseits ab, wie weit sie das Getriebe aus der normalen Bewegung zu bringen vermag und damit steht in unmittelbarem Zusammenhange, wie lange das ganze System, noch ohne dass die sich bewegenden Theile einen stabilen Gleichgewichtszustand annehmen, die Bewegungen continuirlich weiter ausführen kann. Es würde diese Art des Todes der Ausserbetriebsetzung einer Fabrik gleichen, bei der das zu verarbeitende Material und die Maschine nicht für einander passen, sei es nun, dass an der Maschine oder am Material eine Veränderung eingetreten. Wohl kann die Maschine noch mehr oder weniger lange Zeit weiter arbeiten, aber einmal wird der Augenblick kommen, in dem die Katastrophe sich einstellt.

Das Bewegungssystem kann aber auch zum Stillstand gebracht werden durch einen unmittelbaren Eingriff in die Construction der Maschine, der hier in der Zelle das entspricht, was wir unter dem Namen Organisation zusammenfassen, die auch, wenn der Organismus ausser Thätigkeit gesetzt ist, bestehen bleiben kann, wie dies in den Zellen der Samen und Sporen, sowie auch in Sclerotien von Pilzen der Fall ist.

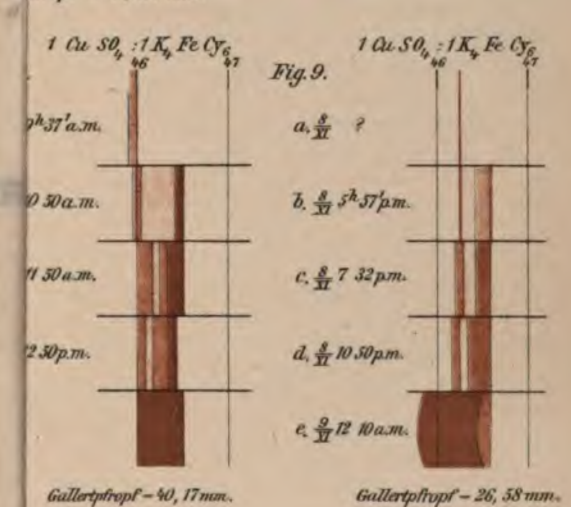
Ein unmittelbarer Eingriff in die Organisation oder Missverhältnisse in der Thätigkeit sind im Wesentlichen

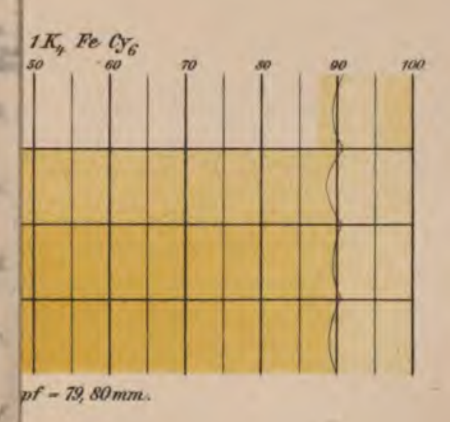
1) Die Bewegung im Pflanzenreiche. Beiträge z. wissensch. Botanik, 2. Heft, 1860, p. 6.

SO4 : 7K4 Fe Cy6

50 60 70 80 90 100

pfropf – 78, 34 mm.





der Theorie von der den Membranen und Stärkekörnern eigenen Molekularstructur nicht haltbar ist.

Nägeli[1]) braucht einen Vergleich, der auch an dieser Stelle eine sehr anschauliche Vorstellung der Vorgänge giebt. Wie nämlich eine Kugel in radialer Richtung an eine zweite anprallend, dieser eine Bewegung in gleicher Richtung mittheilt, dagegen in jeder anderen Angriffsrichtung eine von dieser verschiedene, wobei sie selbst die Richtung ihrer Bewegung ändert, so haben wir uns auch in allen Fällen, in denen nicht sofort der Tod eintritt, sondern nur ein Zustand acuter Krankheit, die Sache so zu denken, dass die normalen Kettenbewegungen, die im lebenden Protoplasma sich stetig vollziehen, durch die desorganisirenden Agentien die gewohnte Richtung ihrer Wirkung verlassen. Es hängt von der Kraft des Agens einerseits, von der Richtung andererseits ab, wie weit sie das Getriebe aus der normalen Bewegung zu bringen vermag und damit steht in unmittelbarem Zusammenhange, wie lange das ganze System, noch ohne dass die sich bewegenden Theile einen stabilen Gleichgewichtszustand annehmen, die Bewegungen continuirlich weiter ausführen kann. Es würde diese Art des Todes der Ausserbetriebsetzung einer Fabrik gleichen, bei der das zu verarbeitende Material und die Maschine nicht für einander passen, sei es nun, dass an der Maschine oder am Material eine Veränderung eingetreten. Wohl kann die Maschine noch mehr oder weniger lange Zeit weiter arbeiten, aber einmal wird der Augenblick kommen, in dem die Katastrophe sich einstellt.

Das Bewegungssystem kann aber auch zum Stillstand gebracht werden durch einen unmittelbaren Eingriff in die Construction der Maschine, der hier in der Zelle das entspricht, was wir unter dem Namen Organisation zusammenfassen, die auch, wenn der Organismus ausser Thätigkeit gesetzt ist, bestehen bleiben kann, wie dies in den Zellen der Samen und Sporen, sowie auch in Sclerotien von Pilzen der Fall ist.

Ein unmittelbarer Eingriff in die Organisation oder Missverhältnisse in der Thätigkeit sind im Wesentlichen

[1]) ...Bewegung im Pflanzenreiche. Beiträge z. wissensch. Botanik, 2. Heft,

damit in Beziehung bringen, so liegt es nahe, basischen Stoffen eine wichtige Rolle zuzuschreiben, insofern sie gewisse Stoffe löslich machen, die für die Erhaltung des Stoffwechsels von grosser Bedeutung sind. Dem würde andererseits auch die ausserordentlich schädliche Wirkung der Säuren entsprechen, von denen man sich denken kann, dass sie durch Bindung der vorhandenen Basen hemmend in den Stoffwechsel eingreifen.

Sonst möchte ich noch folgende Schlussfolgerungen hervorheben:

Für die Möglichkeit einer Reorganisation, einer Wiedergenesung des Zellorganismus oder auch nur einzelner Plasmatheile, ist das mit der Desorganisation verbundene Krankheitsbild kein Maassstab. Gerade die auffälligsten Reactionen sind oft noch reparabel, während kaum bemerkbare, jedenfalls auf unmittelbar eingeleiteten abnormen molekularen Vorgängen beruhende Veränderungen rasch und sicher zum tödtlichen Ausgange führen.

Die von verschiedenen Forschern beobachteten Structuren des Protoplasmas, die reticuläre, fibrilläre, alveoläre, sind nicht feste Structuren von hoher physiologischer Bedeutung, sondern sind nur verschiedene Zustände. Denn sie sind willkürlich an ein und demselben Protoplasma zu erzeugen.

B. Schluss.

Wodurch der Tod der Zelle auch herbeigeführt werden mag, er beruht zuletzt immer auf molekularen Veränderungen in dem geschlossenen Bewegungssysteme, das wir im Protoplasmakörper vor uns haben. Was wir sehen können, sind nur die letzten groben Aeusserungen der Vorgänge, die das Bewegungssystem in Unordnung brachten, dadurch dass sie die labilen Gleichgewichtszustände in stabile überführten.

Die Bewegungen in diesem System sind von Nägeli als Kettenbewegungen charakterisirt worden, eine Vorstellung, die äusserst anschaulich ist und bestehen bleibt, selbst wenn sich herausstellen sollte, dass die übrigens für die Erkenntniss der P[illegible]aprobleme bis jetzt wenig fruchtbare Uebertragung

der Theorie von der den Membranen und Stärkekörnern eigenen Molekularstructur nicht haltbar ist.

Nägeli[1]) braucht einen Vergleich, der auch an dieser Stelle eine sehr anschauliche Vorstellung der Vorgänge giebt. Wie nämlich eine Kugel in radialer Richtung an eine zweite anprallend, dieser eine Bewegung in gleicher Richtung mittheilt, dagegen in jeder anderen Angriffsrichtung eine von dieser verschiedene, wobei sie selbst die Richtung ihrer Bewegung ändert, so haben wir uns auch in allen Fällen, in denen nicht sofort der Tod eintritt, sondern nur ein Zustand acuter Krankheit, die Sache so zu denken, dass die normalen Kettenbewegungen, die im lebenden Protoplasma sich stetig vollziehen, durch die desorganisirenden Agentien die gewohnte Richtung ihrer Wirkung verlassen. Es hängt von der Kraft des Agens einerseits, von der Richtung andererseits ab, wie weit sie das Getriebe aus der normalen Bewegung zu bringen vermag und damit steht in unmittelbarem Zusammenhange, wie lange das ganze System, noch ohne dass die sich bewegenden Theile einen stabilen Gleichgewichtszustand annehmen, die Bewegungen continuirlich weiter ausführen kann. Es würde diese Art des Todes der Ausserbetriebsetzung einer Fabrik gleichen, bei der das zu verarbeitende Material und die Maschine nicht für einander passen, sei es nun, dass an der Maschine oder am Material eine Veränderung eingetreten. Wohl kann die Maschine noch mehr oder weniger lange Zeit weiter arbeiten, aber einmal wird der Augenblick kommen, in dem die Katastrophe sich einstellt.

Das Bewegungssystem kann aber auch zum Stillstand gebracht werden durch einen unmittelbaren Eingriff in die Construction der Maschine, der hier in der Zelle das entspricht, was wir unter dem Namen Organisation zusammenfassen, die auch, wenn der Organismus ausser Thätigkeit gesetzt ist, bestehen bleiben kann, wie dies in den Zellen der Samen und Sporen, sowie auch in Sclerotien von Pilzen der Fall ist.

Ein unmittelbarer Eingriff in die Organisation oder Missverhältnisse in der Thätigkeit sind im Wesentlichen

---

1) Die Bewegung im Pflanzenreiche. Beiträge z. wissensch. Botanik, 2. Heft, 1860, p. 6.

die beiden näheren Hauptursachen der dauernden Vernichtung, von denen wir die letztgenannte den dynamischen Desorganisationsagentien, jene den chemischen zuzuschreiben haben.

Mit dem Uebergang vom Bewegungssystem in eine todte Masse ist stets die Veränderung des Aggregatzustandes vom flüssigen zum festen verknüpft, die Gerinnung. Das ist aber die einzige Erscheinung, die immer festzustellen ist, auf welche Weise auch der Tod herbeigeführt sein mag.

Literatur.

Brücke, Das Verhalten der sogenannten Protoplasmaströme in den Brennhaaren von *Urtica urens* gegen die Schläge des Magnetelektromotors. Sitzungsber. d. Akademie d. Wiss. zu Wien, 1862, Bd. 46, p. 1.

Bütschli, Gedanken über Leben und Tod. Zoologischer Anzeiger, 1882, p. 64.

—, Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma, 1892.

Detmer, Ueber Zerstörung der Molekularstructur des Protoplasmas der Pflanzenzellen, Botan. Zeitung, 1886.

Engelmann, Beiträge zur Physiologie des Protoplasmas. Pflüger's Archiv, Bd. II, 1869, p. 307—322.

Errera, Eine fundamentale Gleichgewichtsbedingung organischer Zellen. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., 1886, p. 441.

Haberlandt, Ueber die Beziehungen zwischen Function und Lage des Zellkerns. Jena 1887.

Hanstein, Züge aus der Biologie des Protoplasmas. Botan. Abhandlungen, Bd. IV, 1880, p. 46.

Heidenhain, Notizen über die Bewegungserscheinungen, welche das Protoplasma in Pflanzenzellen zeigt. Studien des physiolog. Instituts z. Breslau, 1863, II, p. 52 f.

Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle, 1867, p. 49 f.

Jürgensen, Ueber die in den Zellen der *Vallisneria spiralis* stattfindenden Bewegungserscheinungen. Studien des physiolog. Instituts z. Breslau, H. I, 1861, p. 87 f.

Kallen, Verhalten des Plasmakörpers von *Urtica urens*. Flora 1862, p. 65.

Klebs, Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Tübinger Unters. II, p. 489 f.

Kühne, Untersuchungen über das Protoplasma u. die Contractilität. Leipzig 1864.

Loew, Ueber den verschiedenen Resistenzgrad im Protoplasma. Pflüger's Archiv f. Physiologie, Bd. XXXV, 1885.

Nägeli, Ueber oligodynamische Erscheinungen in lebenden Zellen. Denkschr. d. schweizerischen naturf. Ges., XXXIII, 1, 1893.

Pfeffer, Ueber Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Tübinger Untersuchungen II, p. 179 f.
—, Beiträge zur Kenntniss der Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen. Abhandl. d. kgl. sächs. Gesellsch. d. Wissensch., XV. Bd., 1889.
—, Ueber Aufnahme und Ausgabe ungelöster Körper. Ebenda, XVI. Bd., 1890.
—, Zur Kenntniss der Plasmahaut und der Vacuolen. Ebenda, XVI. Bd., 1890, p. 186 f.

Pringsheim, Untersuchungen über den Bau und die Bildung der Pflanzenzelle. Berlin 1854.
—, Ueber Lichtwirkung und Chlorophyllfunction in der Pflanze. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XII, p. 288 f.

Sachs, Ueber die obere Temperaturgrenze der Vegetation. Flora 1864, p. 5 f.

Schmitz, Ueber die Structur des Protoplasmas und der Zellkerne der Pflanzenzellen. Verhandl. d. naturf. Vereins d. preuss. Rheinl. u. Westf., 1880, p. 159.

Schultze, Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen. Leipzig 1863.

Schwarz, Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas. Cohn's Beiträge, V. Bd., 1. Heft.

Strasburger, Studien über das Protoplasma, 1876.

Velten, Bewegung und Bau des Protoplasmas. Flora 1873.

Verworn, Die polare Erregung der Protisten durch den galvanischen Strom. Pflüger's Archiv f. Physiologie, Bd. 45 u. 46.
—, Protistenstudien.

de Vries, Sur la mort des cellules végétales par l'effet d'une température élévée. Archives Néerlandaises, Tome VI, 1871.

Wiegand, Ueber Desorganisation der Pflanzenzelle, insbesondere über die physiologische Bedeutung von Gummi und Harz.

Figuren-Erklärung.

Tafel VIII.

Fig. 1. Brennhaar von *Urtica*, elektrisirt. — *a* Beginn der Vacuolenbildung im Protoplasma. *b* Späterer Zustand der weiter fortgeschrittenen Vacuolisirung, eben noch der Reorganisation fähig.

Fig. 2. Haarzelle von *Momordica*. — *a* Normaler Zustand der Zelle. *b* Dieselbe Zelle, stark elektrisirt bis zum Zerreissen der varicös gewordenen Plasmastränge, dann der Einwirkung der Elektricität entzogen. Das Plasma erscheint gequollen und vacuolig. Theile der inneren Plasmahaut werden durch rasch sich vergrössernde Vacuolen blasig nach Innen vorgewölbt. Kern etwas angeschwollen und vacuolig. *c* Nachträgliche Veränderung. Die Blasen, noch mehr herangewachsen, haben sich vom absterbenden Plasma abgesondert und schwimmen frei im Zellraum umher. Kern noch mehr vacuolisirt und von einer grossen Vacuole umgeben.

Fig. 3. Haarzelle von *Momordica*, elektrisirt. — Anderer Modus der Desorganisation. *a* Desorganisationszustand kurz nachdem das Object der Einwirkung elektrischer Ströme entzogen ist. Die innere Plasmahaut ist geplatzt, die äussere erhalten. Das Plasma hat sich zum Theil von der Wand zurückgezogen. *b* Späterer Zustand. Die Contraction ist zum Theil wieder aufgehoben, die ausser einigen Plasmablasen allein noch lebende äussere Plasmahaut liegt fast überall der Zelle wieder an.

Tafel IX.

Fig. 4. Zelle aus einem Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica*, elektrisirt. — *a* Unmittelbar nach dem Elektrisiren. Das Stadium der Knötchenbildung ist bereits durchlaufen, das Plasma erscheint gequollen und vacuolig. *b* Nach Verlauf von etwa einer Viertelstunde herausgebildeter, bis zum Erlöschen des Lebens nach mehreren Stunden bleibender Zustand. Das Plasma in drei Hauptportionen getheilt, nur eine sehr geringe Menge abgestorbenen Plasmas am Grunde der Zelle und neben der mittleren, den Kern enthaltenden Portion. In der oberen und unteren Portion ist die Strömung in der durch Pfeile angedeuteten Weise zurückgekehrt. Die Schattirung deutet den violetten Zellsaft an.

Fig. 5. Spitze eines *Trianea*-Wurzelhaares, mit sehr verdünntem Ammoniak behandelt. — Beginn der Einwirkung.

Fig. 6. Desgl. — Nach längerer Einwirkung. Das Plasma ist zu einem die Zelle vollständig erfüllenden Schaum geworden.

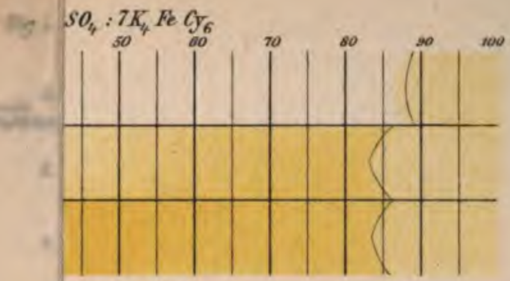
Fig. 7. Desgl., behandelt mit $^1/_2\,^0/_{00}$ Salpetersäure. — Beginn der Ballungen in den Fäden und dem Wandplasma. Strömung noch vorhanden, aber schwach und unregelmässig.

Fig. 8. Desgl., behandelt mit $1\,^0/_{00}$ Salpetersäure. — Die Plasmastränge sind in Reihen granulöser Kügelchen zerfallen.

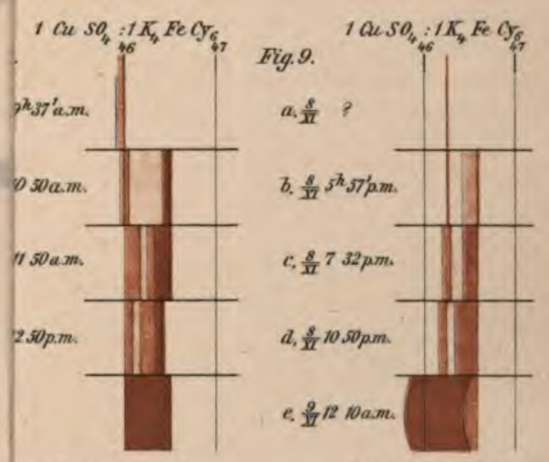
Inhalt

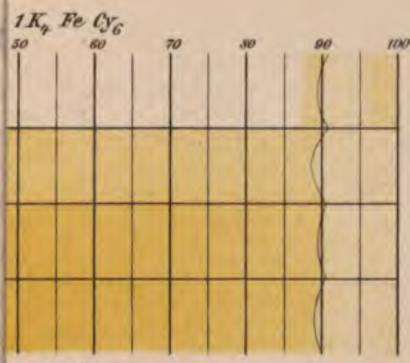
des vorliegenden 4. Heftes, Band XXVIII.

Seite



…pfropf – 78, 34 mm.



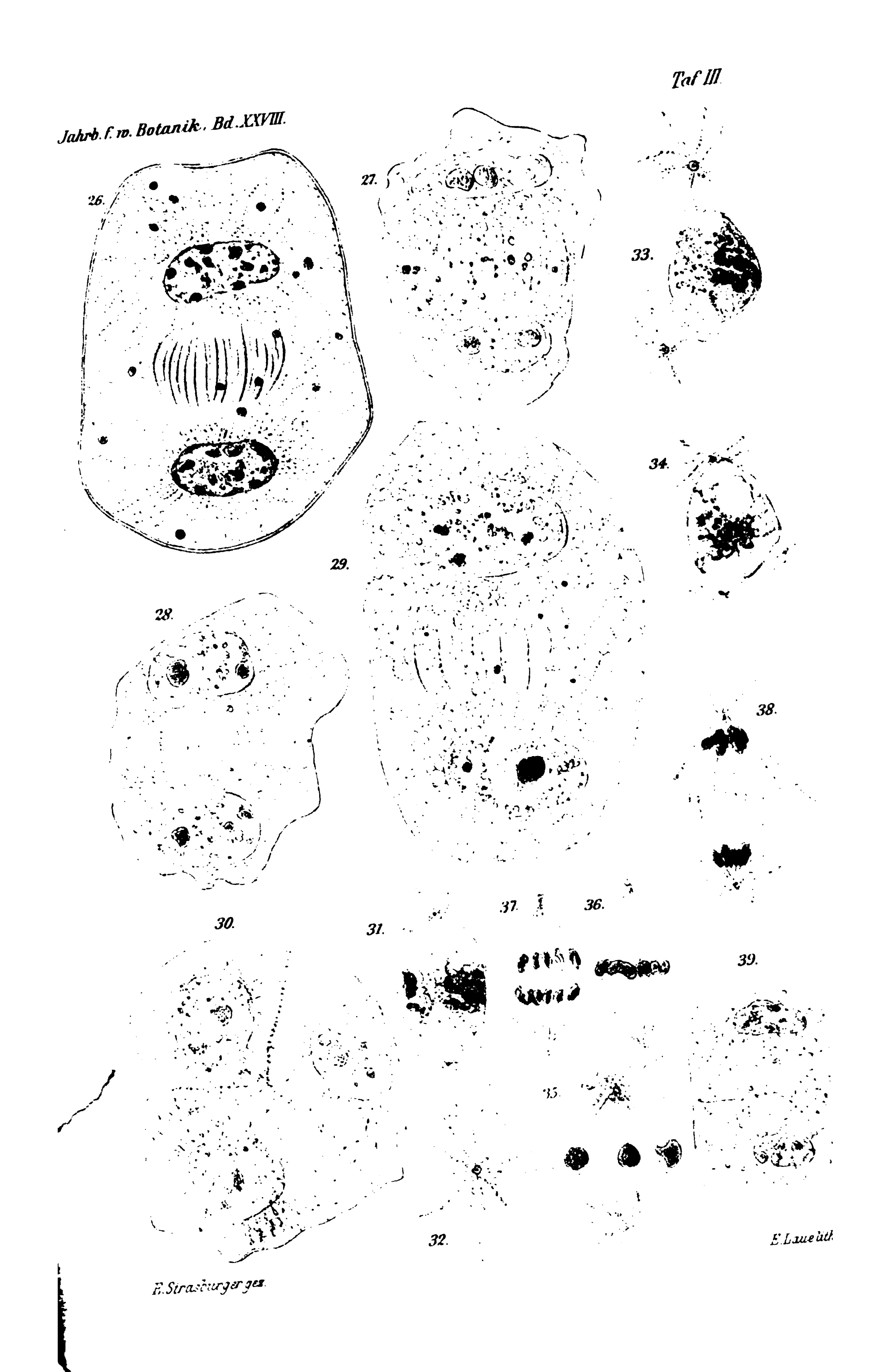


…pf – 79, 80 mm.

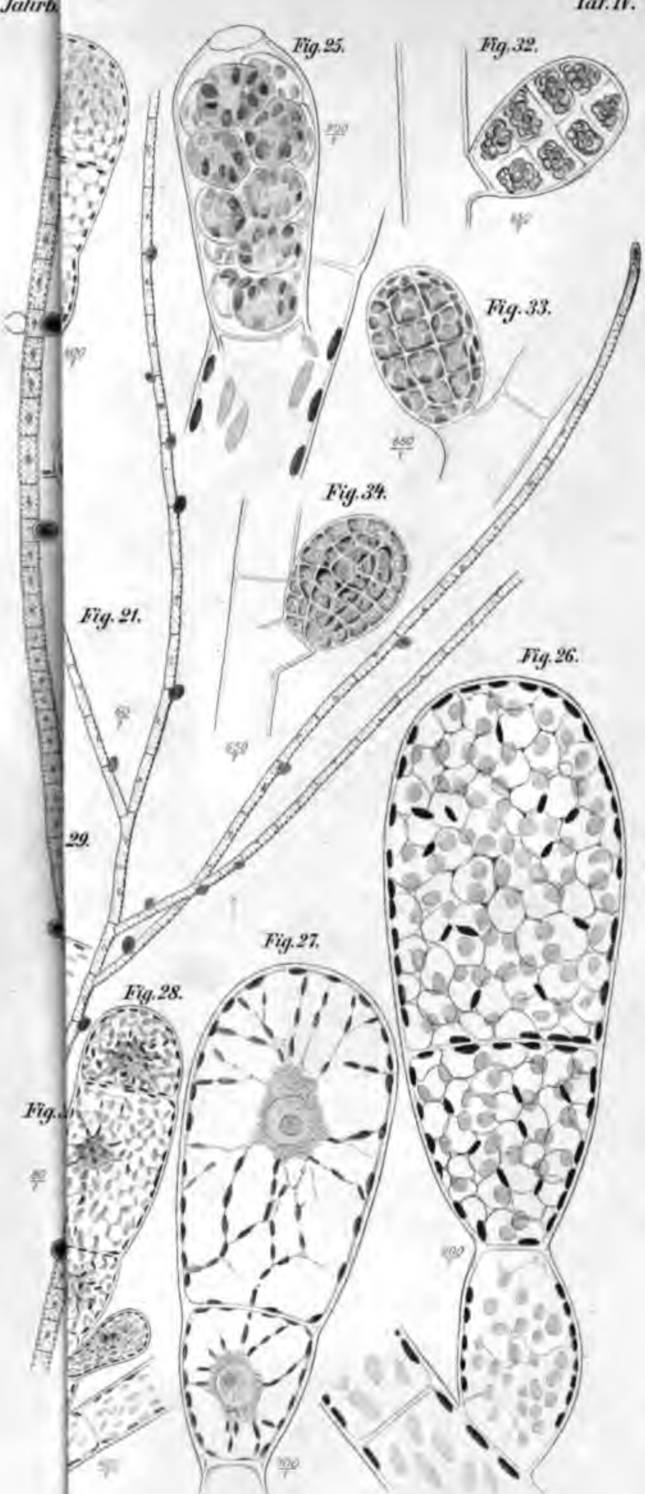
Pringsheim gez.

Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig

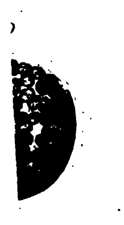


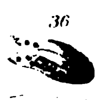

26.
27.
28.
29.
30.
31.
32.
33.
34.
35.
36.
37.
38.
39.
E. Strasburger gez.
E. Laue lith.





P. ...
Lith. Anst. Julius Klinkhardt Leipzig




36


40





28

29

30

31

32

33

36

39

40

41

44

a

I

I

II

II

I

II

49

I

b

I

II

II

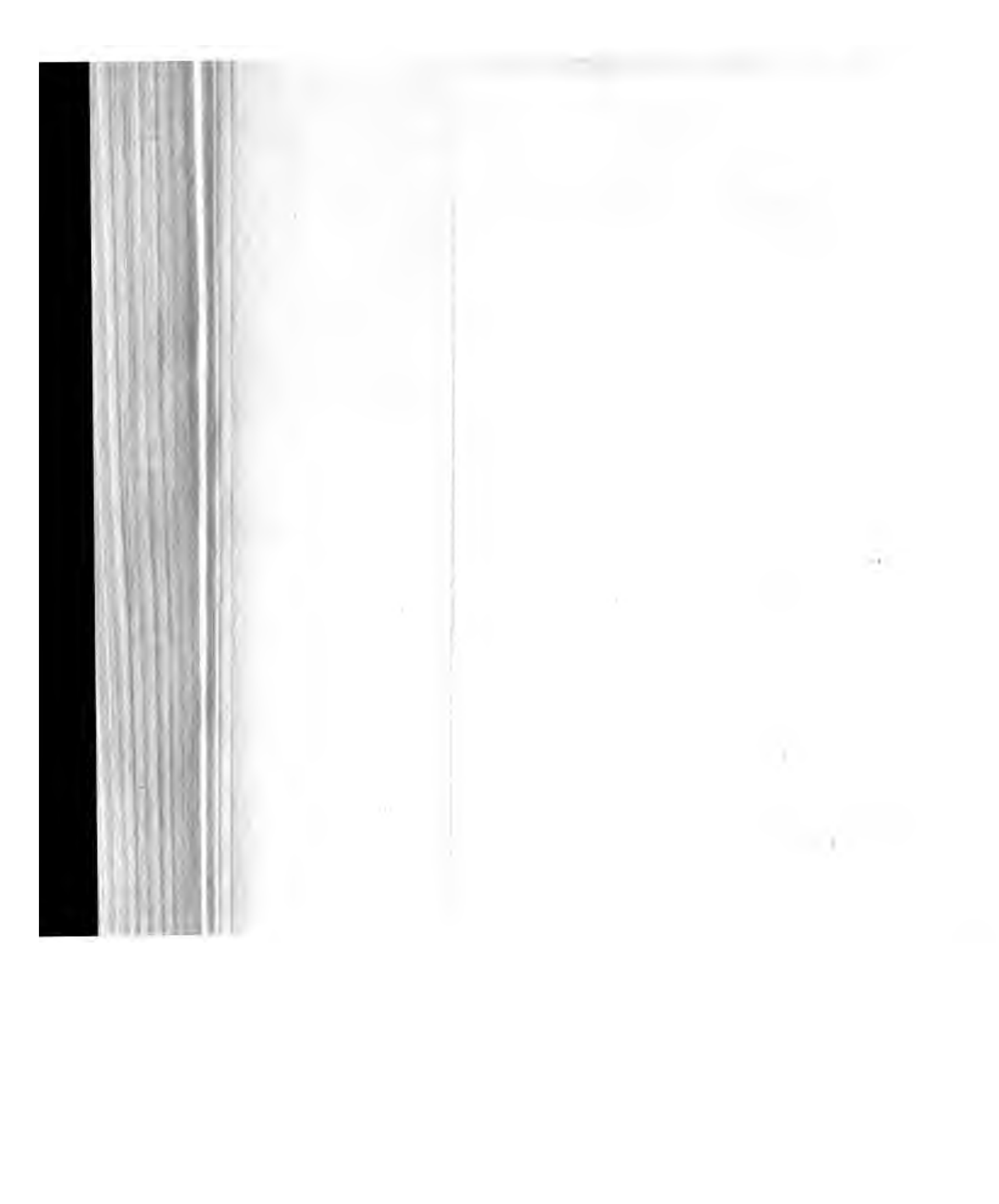
I

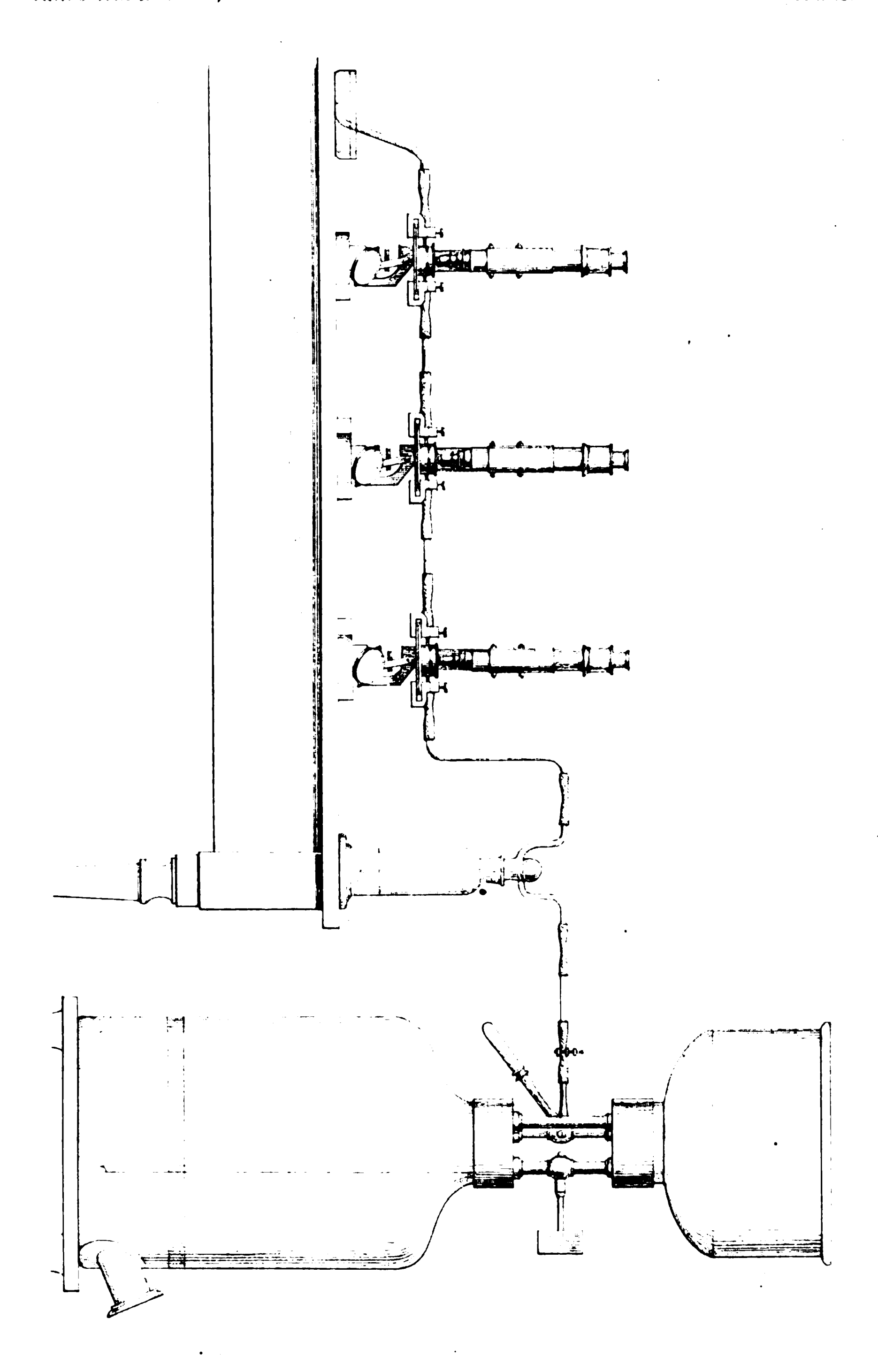
50

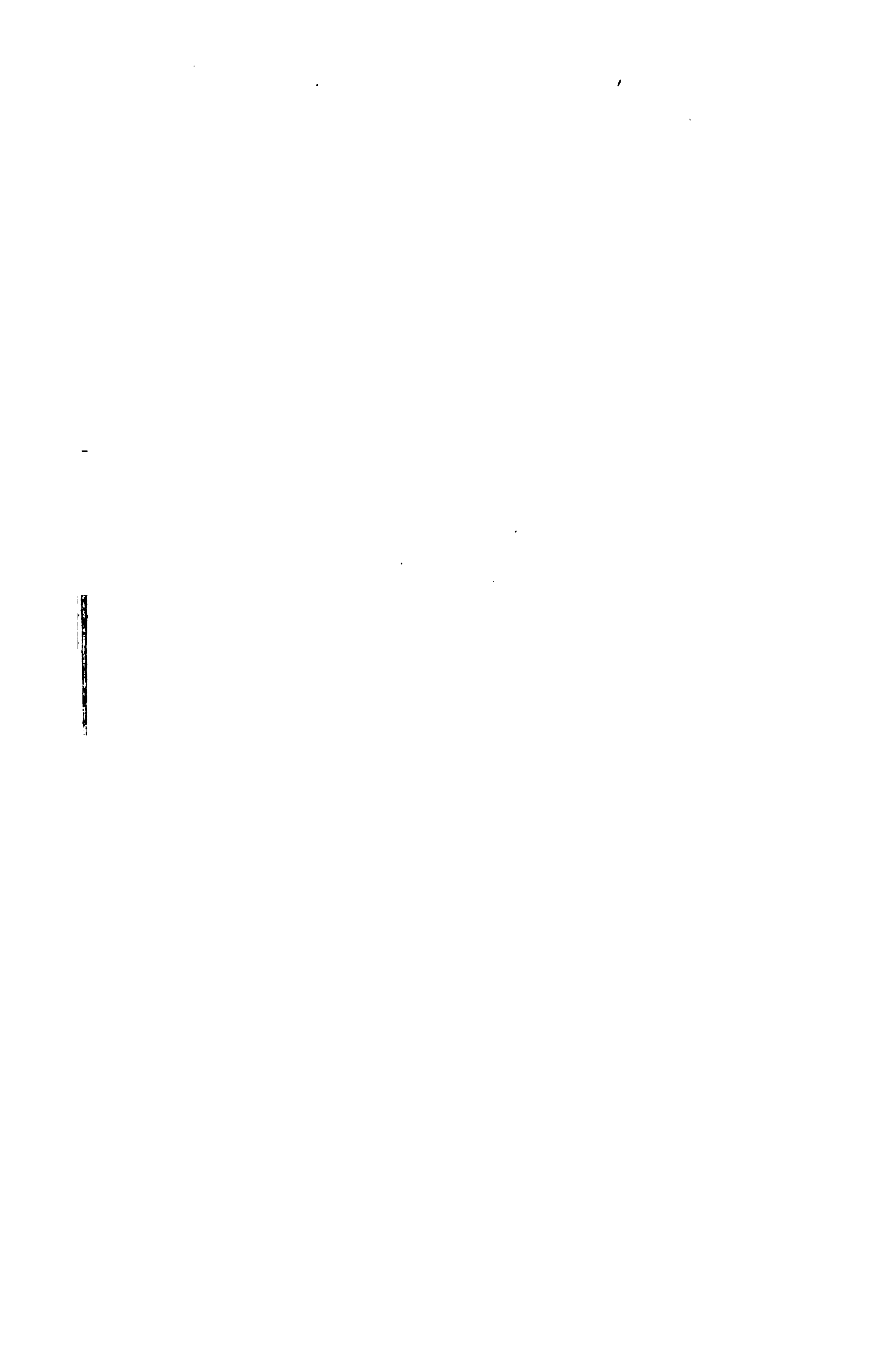
51

a

b







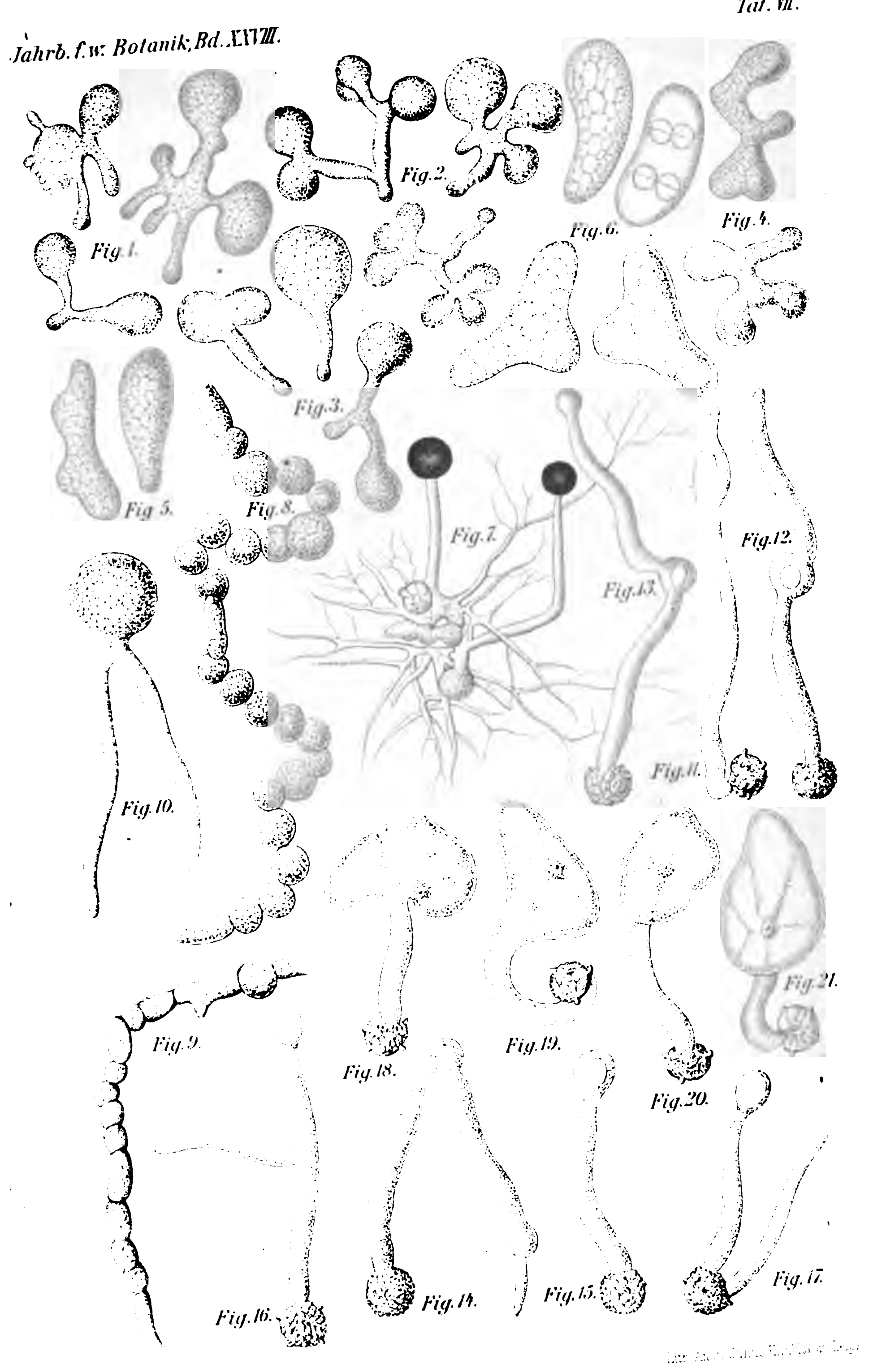

Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 3.
Fig. 4.
Fig. 5.
Fig. 6.
Fig. 7.
Fig. 8.
Fig. 9.
Fig. 10.
Fig. 11.
Fig. 12.
Fig. 13.
Fig. 14.
Fig. 15.
Fig. 16.
Fig. 17.
Fig. 18.
Fig. 19.
Fig. 20.
Fig. 21.

Fig. 1a

Fig. 1b

a

b

Fig. 3

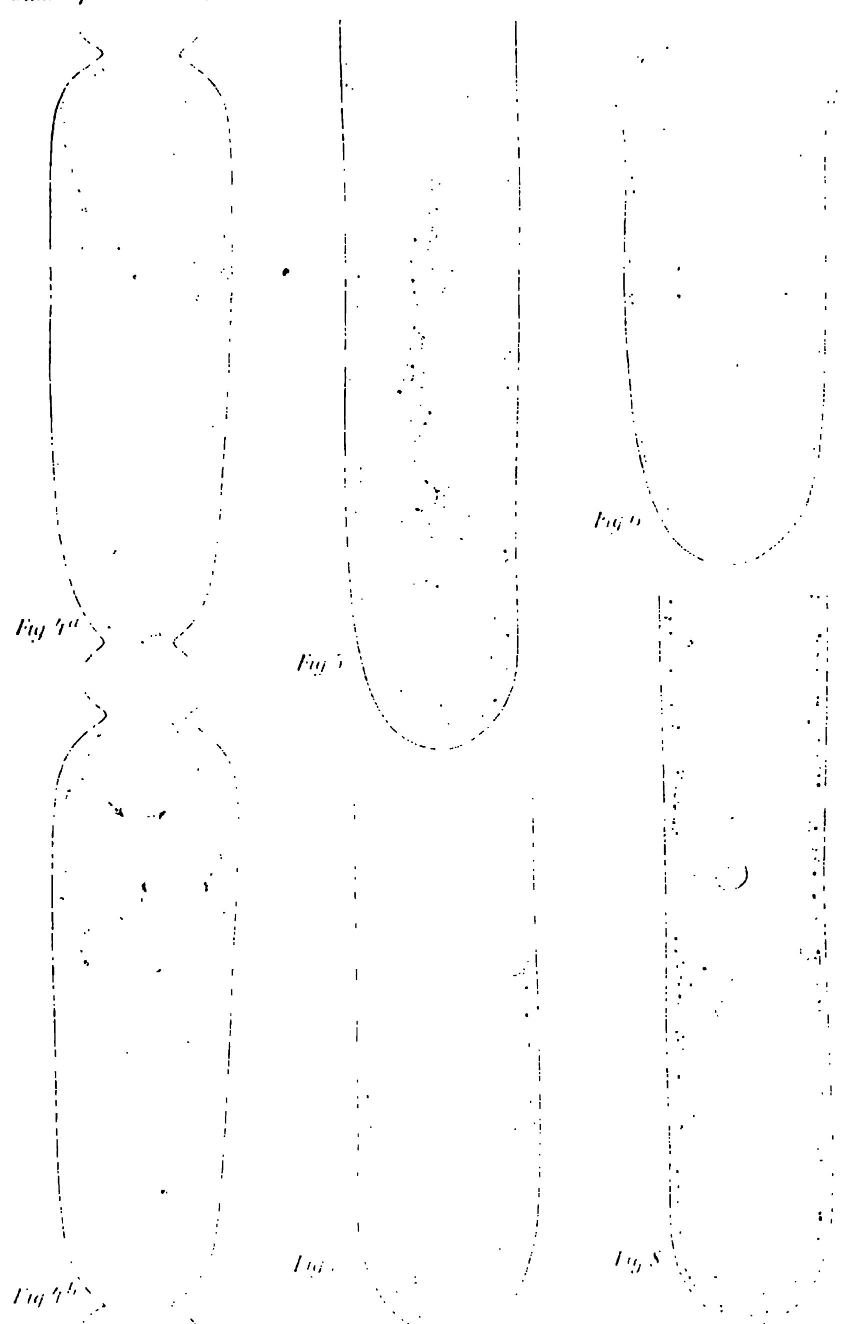
a

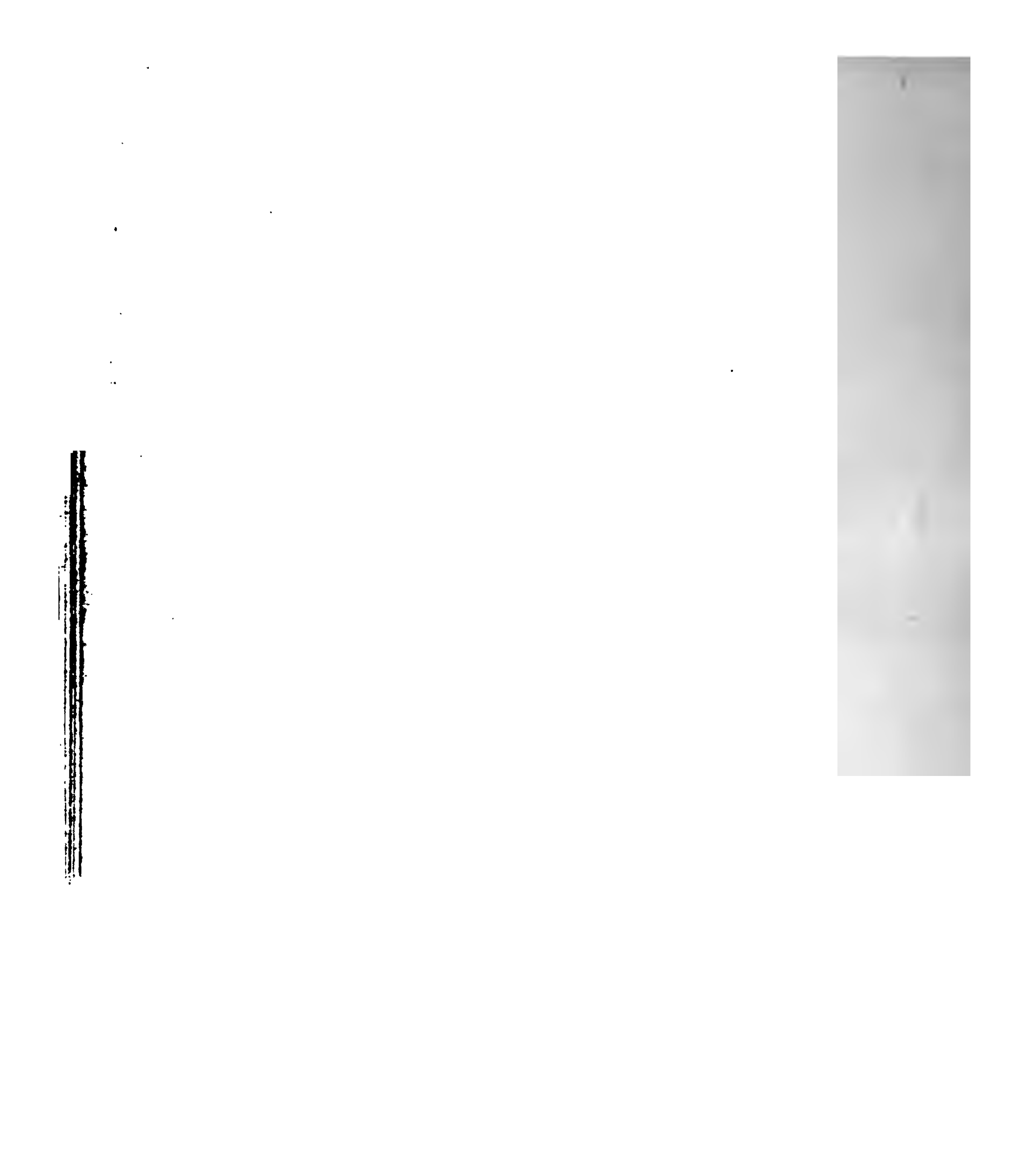
b

Fig. 2

c




Fig 4a
Fig 5
Fig 6
Fig 4b
Fig 7
Fig 8



JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik.

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim.

Herausgegeben

von

W. Pfeffer, und **E. Strasburger,**

Professor an der Universität Leipzig — Professor an der Universität Bonn.

Achtundzwanzigster Band. Erstes Heft.

Mit 3 Tafeln.

Berlin, 1895.

Verlag von Gebrüder Borntraeger

Ed. Eggers.

Alle Zusendungen für die Redaktion bittet man zu richten an

Professor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut).



Inhalt des vorliegenden 1. Heftes, Band XXVIII.

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik.

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim.

Herausgegeben

von

W. Pfeffer,
Professor an der Universität Leipzig

und

E. Strasburger,
Professor an der Universität Bonn

Achtundzwanzigster Band. Zweites Heft.
Mit 1 Tafel.

Berlin, 1895.
Verlag von Gebrüder Borntraeger
Ed. Eggers.

Alle Zusendungen für die Redaktion bittet man zu richten an
Professor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut).



Inhalt des vorliegenden 2. Heftes, Band XXVIII.

Inhalt des vorhergehenden Heftes 1, Band XXVIII.

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik.

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim.

Herausgegeben

von

W. Pfeffer,
Professor an der Universität Leipzig

und

E. Strasburger,
Professor an der Universität Bonn.

Achtundzwanzigster Band. Drittes Heft.
Mit 1 Tafel und 113 Zinkätzungen.

Berlin, 1895.
Verlag von Gebrüder Borntraeger
E. Thost.

[illegible]sendungen für die Redaktion bittet man zu richten an
[illegible]fessor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut).



Inhalt des vorliegenden 3. Heftes, Band XXVIII.

Inhalt der vorhergehenden Hefte 1 und 2, Band XXVIII.

JAHRBÜCHER

für

issenschaftliche Botanik.

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim.

Herausgegeben

von

W. Pfeffer,
essor an der Universität Leipzig

und

E. Strasburger,
Professor an der Universität Bonn.

Achtundzwanzigster Band. Viertes Heft.
Mit 4 Tafeln und 3 Textfiguren.

Berlin, 1895.
Verlag von Gebrüder Borntraeger.

Alle Zusendungen für die Redaktion bittet man zu richten an

Inhalt des vorliegenden 4. Heftes, Band XXVIII.

Inhalt der vorhergehenden Hefte 1, 2 und 3, Band XXVIII.





